

Oekologische und morphologische Variabilität der *Hypericum perforatum*-Gruppe

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von

TOBIAS BUCHER
von Niederweningen/ZH

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. C. D. K. Cook
Prof. Dr. F. Ehrendorfer



Juris Druck + Verlag Zürich
1986



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Oekologische und morphologische Variabilität der *Hypericum perforatum*-Gruppe

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von

TOBIAS BUCHER
von Niederweningen/ZH

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. C.D.K. Cook
Prof. Dr. F. Ehrendorfer



Juris Druck + Verlag Zürich
1986

Ökologische und morphologische Variabilität der Hyacinthin-Pontatun-Gruppe

von Dr. phil. habil. Dr. phil. habil.
Dr. phil. habil. Dr. phil. habil.
Dr. phil. habil. Dr. phil. habil.
Dr. phil. habil. Dr. phil. habil.
Dr. phil. habil. Dr. phil. habil.

VERLAG
TOMAS LUTHER
Helmholtzstr. 21

Dr. phil. habil. Dr. phil. habil.
Dr. phil. habil. Dr. phil. habil.
Dr. phil. habil. Dr. phil. habil.

ISBN 3 260 05164 3

INHALT

Kapitel I: Einleitung	1
Kapitel II: Morphologie	3
Einleitung	3
Variabilität am natürlichen Standort	3
Material und Methoden	3
Merkmalswerte	4
Codierung	4
Auswertung der morphologischen Daten	4
Voruntersuchung	6
Hauptuntersuchung	8
Hybriden	20
Bestimmungsschlüssel	23
Diskussion	26
Kapitel III: Ökologie	27
Einleitung	27
Standortsansprüche	27
Vergleich der Standorte	30
Material und Methoden	30
Vergleich der Standorte aufgrund der floristischen Zusammensetzung	34
Vergleich der Standorte bezüglich der Zeigerwerte	38
Vergleich der Standorte bezüglich der abiotischen Faktoren	43
Beziehungen zwischen biotischen und abiotischen Standortsfaktoren	44
Beziehungen zwischen den ökologischen und morphologischen Merkmalen	47
Diskussion	50
Kapitel IV: Fortpflanzung	52
Frühere Arbeiten	52
Apomixis	52
Kreuzungen	53
Methoden	55
Resultate	58
Keimung	60
Einleitung	60
Methode	61
Allgemeine Keimungstests	61
Keimungstest der Samen aus den Kreuzungen	64
Blütenökologie	65
Verlauf der Anthese bei <i>Hypericum perforatum</i>	65
Selbstbestäubung / Selbstbefruchtung	66
Öffnung der Antheren	66

Parallelversuche Klimakammer	67
Bestäubung, Blütenmuster	68

Kapitel V: Schlussdiskussion	71
---	-----------

Kapitel VI: Zusammenfassung	73
--	-----------

Dank	73
------------	----

Anhang A	74
-----------------------	-----------

Literatur	78
------------------------	-----------

Kapitel I

EINLEITUNG

Mit dem Namen *Hypericum* bezeichneten die Griechen Pflanzen, die über sakrale Figuren gehängt wurden, um böse Geister abzuhalten (hyper-über, eikon-Bild), (Genaust 1976, Robson, 1977). Welche Art oder welche Gruppe von Arten genau mit diesem Namen benannt waren, ist nicht bekannt. Verschiedene Autoren vermuteten *Hypericum empetrifolium* Willd. oder *H. triquetrifolium* Turra. Zum ersten Mal wurde der Name *Hypericum* im 2. Jahrhundert v. Chr. in einem medizinischen Rezept (Nikander, Alexipharmaca V, 603) erwähnt.

H. perforatum gilt seit dem Altertum als äusserst vielseitig anwendbare Heilpflanze. Das Johanniskraut hatte aber auch eine okkulte Bedeutung: Es galt als 'Teufelsbanner', oder es sollte als 'Wetterkraut' am Haus befestigt, vor Blitzschlag schützen.

Ursprünglich auf die nördliche, temperierte Zone beschränkt, ist *H. perforatum* heute in den gemässigten Zonen weltweit verbreitet. Anfangs dieses Jahrhunderts wurde das Johanniskraut im Norden Kaliforniens eingeschleppt. Es breitete sich (mangels natürlicher Feinde) sehr rasch aus, vor allem auf Viehweiden, und verdrängte dort wertvollere Futterpflanzen. Im Jahr 1944 waren im Nordwesten der USA mehr als 8000 qkm mit *H. perforatum* verunkrautet. Die Lösung dieses Unkrautproblems ist gleichzeitig ein Beispiel einer erfolgreichen Anwendung der 'biologischen Unkrautbekämpfung' (Huffaker, 1957; Krebs, 1978). Aus über 600 Insektenarten aus dem ursprünglichen Verbreitungsgebiet von *H. perforatum*, denen Johanniskraut als Futterpflanze dient, wurden 2 Arten, *Chrysolina quadrigemina* und *C. hyperici* ausgewählt und, nach verschiedenen Testversuchen, 1945 in Kalifornien eingeführt. Beide Insektenarten konnten sich etablieren, vermehrten sich rasch und schädigten die *H. perforatum*-Populationen so stark, dass sich der Bestand nach wenigen Jahren auf einem neuen Gleichgewicht von 0.5% der ursprünglichen Dichte einpendelte.

In der Schweiz kommen 15 Arten aus 8 Sektionen der Gattung *Hypericum* (Guttiferae) vor, wobei die Arten aus der Sektion *Hypericum* weitaus am häufigsten anzutreffen sind (Infragenerische Klassifikation nach Robson, 1977). In der vorliegenden Arbeit werden die folgenden, zur Sektion *Hypericum* gehörenden Taxa, die in der Schweiz vorkommen, untersucht (*H. perforatum*-Gruppe (s. auch Hess, Landolt, Hirzel, 1972)): *H. perforatum* L., *H. x desetangii* Lamotte, *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* (Tourl.) Hayek, *H. maculatum* subsp. *maculatum* und *H. tetrapterum* Fries. *H. x desetangii* wird aufgrund der von Pugsley (1940) durchgeführten Kreuzungen (*H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* x *H. perforatum*) als Hybrid betrachtet (Nomenklatur nach Oberdorfer, 1979). Die beiden diploiden Arten ($2n=16$) der *H. perforatum*-Gruppe, *H. maculatum* subsp. *maculatum* und *H. tetrapterum*, sind morphologisch und oekologisch gut getrennt, und bezüglich der Taxonomie unproblematisch. Sie wurden dennoch aus folgenden Gründen in die Untersuchung miteinbezogen:

- Um die Variabilität dieser Arten zu erfassen, und
- um Hybriden oder Rückkreuzungen mit andern Arten erkennen zu können.

Die tetraploiden Sippen ($2n=32$) *H. perforatum*, *H. x desetangii* und *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* sind morphologisch, aber auch bezüglich der Standortsansprüche ähnlich. Oft ist es schwierig, diese Sippen auseinanderzuhalten.

H. perforatum weist von allen untersuchten Sippen die grösste morphologische wie oekologische Variabilität auf. Diese grosse Variabilität innerhalb einer Art ist eine für den Taxonomen unbefriedigende Situation, da Pflanzen mit sehr unterschiedlichem Aussehen demselben Taxon angehören. Aus diesem Grund hatten schon verschiedene Autoren (v. a. Fröhlich, 1911) versucht, diese Sippe in einheitlichere Gruppen aufzuteilen.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist das Erfassen und Beschreiben vor allem der oekologischen und morphologischen Variabilität, aber auch der Fortpflanzungsverhältnisse der *H. perforatum*-Gruppe. Es soll geprüft werden, ob die heutige Gliederung der *H. perforatum*-Gruppe auch bei Kenntnis der Variabilität der einzelnen Taxa sinnvoll ist. Insbesondere soll abgeklärt werden, ob eine weitere Unterteilung von *H. perforatum* in gut abgrenzbare, homogenere Gruppen möglich ist.

Chemotaxonomisch wurde die Gattung *Hypericum* eingehend untersucht (Hegnauer, 1966, Gibbs, 1974), jedoch wurden keine chemotaxonomischen Merkmale gefunden, die eindeutige Unterscheidungen auf der Stufe der Spezies in der *H. perforatum*-Gruppe ermöglichen.

Das Untersuchungsmaterial stammt von Standorten hauptsächlich aus dem Gebiet der Nordostschweiz, aber auch einige Standorte aus der Westschweiz, dem Wallis und dem Tessin wurden mit einbezogen (s. Abb. 3.1). Bei der Auswahl der Standorte wurde darauf geachtet, ein möglichst breites oekologisches Spektrum zu erfassen. Pro Standort wurden, wenn möglich, mehrere blühende Sprosse der jeweiligen *Hypericum*-Spezies gesammelt. Gleichzeitig wurden Vegetationsaufnahmen als biotische Standortsfaktoren, pH des Bodens, Meereshöhe, Neigung und Exposition als abiotische Standortsfaktoren aufgenommen. Die bei der Datenauswertung angewandten Methoden werden in den entsprechenden Kapiteln jeweils angegeben.

In Kapitel 2 wird die morphologische Variabilität der untersuchten Sippen mit Hilfe multivariater statistischer Methoden beschrieben. Ein erweiterter Schlüssel zur Unterscheidung dieser fünf Taxa beschliesst dieses Kapitel. Die oekologische Variabilität auf der Basis der floristischen Zusammensetzung der Standorte und aufgrund abiotischer Standortsfaktoren folgt in Kapitel 3. Fortpflanzungsverhältnisse und blütenbiologische Aspekte werden in Kapitel 4 untersucht.

Kapitel II

MORPHOLOGIE

2.1 Einleitung

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist die Beschreibung der Variabilität der Taxa innerhalb der *Hypericum perforatum*-Gruppe. Aufgrund morphologischer Merkmale fertiler Sprosse wird die Variabilität am natürlichen Standort untersucht (Kap. 2.2). Die aus den verwendeten Merkmalen resultierenden 'Gruppen' werden mit den bestehenden Taxa verglichen. Die gesamte Variabilität setzt sich zusammen aus einem genetisch bestimmten Anteil (genotypische Variabilität) und einem umweltbedingten Anteil (phänotypische Variabilität). Um eine Antwort auf die Frage nach dem Anteil der phänotypischen Variabilität an der gesamten Variabilität geben zu können, wurde ein Verpflanzungsexperiment durchgeführt. Aus zeitlichen Gründen konnte die Auswertung dieses Experimentes nicht mehr berücksichtigt werden. Um die Variabilität genügend genau beschreiben zu können, müssen möglichst viele 'aussagekräftige' Merkmale erfasst werden. Die daraus resultierenden grossen Datenmengen erfordern eine computergestützte Datenanalyse. Zur Anwendung gelangen vorwiegend multivariate statistische Verfahren, die meist im deskriptiven Sinn eingesetzt werden.

2.2 Variabilität am natürlichen Standort

2.2.1 Material und Methoden

Um einen möglichst vollständigen Ueberblick über die Variabilität der verschiedenen Taxa der *Hypericum perforatum*-Gruppe unter natürlichen Bedingungen zu gewinnen, wurde Material von einem möglichst breiten Standortspektrum gesammelt. Die Auswahl der Standorte erfolgte in einem ersten Schritt durch Auswerten von Informationen aus Literaturangaben über die oekologischen Ansprüche der verschiedenen Taxa (Florenwerke, regionale und lokale Floren der Schweiz) und von Herbarbelegen. In einem zweiten Schritt wurde bei der Feldarbeit versucht, auch die 'extremen' Standorte zu berücksichtigen, um zu verhindern, dass nur die häufigsten, 'typischen' Standorte der jeweiligen Taxa aufgenommen wurden. Die Liste der Standorte ist aus Tab. 3.1, die Häufigkeiten der verwendeten Taxa aus Tab. 2.2 ersichtlich.

Häufig enthält ein Standort nur wenige (1-3) Individuen der jeweiligen, zu untersuchenden Taxa, sodass nur an wenigen Standorten anzahlmässig mehr Material gesammelt werden konnte (Variabilität innerhalb des Standortes). Pro Standort wurden von (meist) einem bis mehreren Individuen (Stock) je 1 bis 3 blühende Sprosse gesammelt. Gleichzeitig wurden verschiedene Standortdaten wie Vegetationsaufnahmen, pH des Bodens, etc. aufgenommen. Die Auswertung der oekologischen Daten erfolgt in Kap. 3. In diesem Kapitel werden für die untersuchten a priori Gruppen die folgenden Abkürzungen benutzt (Nomenklatur nach Oberdorfer, 1979):

1. (D) = *Hypericum x desetangsii* Lamotte
2. (M) = *Hypericum maculatum subsp. maculatum* Crantz
3. (O) = *Hypericum maculatum subsp. obtusiusculum* (Tourl.) Hayek

4. (T) = *Hypericum tetrapterum* Fries
5. (P) = *Hypericum perforatum* L.
6. (A) = *Hypericum perforatum* subsp. *angustifolium* (DC.) Gaud.
7. (L) = *Hypericum perforatum* subsp. *latifolium* (Koch) A. Fröhl.
8. (V) = *Hypericum perforatum* subsp. *veronense* (Schränk.) A. Fröhl.
9. (H) = Hybriden zwischen verschiedenen Sippen, ohne *Hypericum x desertansii*.

2.2.1.1 Merkmalswerte

Das gesammelte Material wurde getrocknet und herbarisiert. Für das Ausmessen der Merkmale wurde bei allen Proben einheitlich von getrocknetem Material ausgegangen. Bei den Grösßen- und Formmerkmalen des Blatt- und Blütenbereichs wurden die entsprechenden Teile jeweils vor dem Ausmessen ca. 15 Sekunden in siedendes Wasser getaucht. Die restlichen Merkmalswerte wurden am trockenen Material gewonnen. Bei den Grösßenmerkmalen des Blatt- und Blütenbereichs (Längen, Breiten) wurden erst die Mittelwerte aus je fünf Einzelmessungen in die Rohdatenmatrix aufgenommen. Damit sind die negativen Auswirkungen möglicher Extremwerte von Einzelmessungen geringer, die Merkmalswerte können somit als repräsentativ für einen Spross bzw. ein Individuum angenommen werden.

2.2.1.2 Codierung

Der Begriff des quantitativen Merkmals wird im weiten Sinn von Sneath & Sokal (1973) verwendet, wo neben stetigen auch intervallskalierte Datenwerte dazugerechnet werden. Die Formmerkmale (und andere) sind qualitative Merkmale. Die verwendeten morphologischen Merkmale und deren Codierung sind in Tab. 2.1 aufgeführt. Manchmal war es schwierig, einer qualitativen Variablen eindeutig einen Wert zuzuweisen (Bsp. Variable N20: Blattende stumpf/spitz). In solchen Fällen wurde derjenige Merkmalswert zugewiesen, der bei der jeweiligen Beobachtung am häufigsten vorkam. Die Variablen, die Angaben über die Anzahl der Drüsen machen, werden, obwohl sie codiert sind, ebenfalls zu den quantitativen Merkmalen gerechnet, da Nullpunkt und Abstand eindeutig definiert sind.

2.2.2 Auswertung der morphologischen Daten

Die Merkmalswerte der Variablen, wie sie in Tab. 2.1 und Abb. 2.1 definiert sind, bilden die Rohdatenmatrix. Darin entsprechen die Zeilen den Beobachtungen, die Kolonnen den Merkmalen. Eine Zeile der Rohdatenmatrix ist also nach Definition von Sneath & Sokal (1973) ein OTU (operational taxonomic unit), das niedrigstrangige Taxon innerhalb einer Untersuchung. Mehrdimensionale Daten werden mit Verfahren der multivariaten Statistik ausgewertet. Ein Ziel dieser Methoden ist die Reduktion der Anzahl der Variablen. Das Prinzip der Linearkombination ermöglicht es, neue Variablen zu berechnen, welche es erlauben, ein Maximum an Information in einem niedrigdimensionalen Raum darzustellen (Everitt, 1980; Flury & Riedwyl, 1983). Auf diese Weise ist es oft möglich, die wesentlichen Zusammenhänge aus Daten mit vielen Merkmalen in einer zweidimensionalen Darstellung zu erkennen. Für die meisten Berechnungen wurde das Statistik - Softwarepaket SAS (Statistical Analysis System Rel. 82.3) unter VM/CMS verwendet. Unter MVS wurde SAS - GRAPH für grafische Anwendungen, BMDP (BMDP Statistical Software, 1981) für einige weitere Statistiken eingesetzt. Sämtliche Statistikenarbeiten wurden am RZU (Rechenzentrum der Universität Zürich) ausgeführt. Die fehlenden Datenwerte einiger Beobachtungen wurden mit BMDP8D geschätzt.

Tab. 2.1: Liste der verwendeten morphologischen Merkmale

CODIERUNG: Okular = Einheiten des Messokulars (1 Einheit=0.208 mm). VERW. = Verwendung des Merkmals in der Voruntersuchung (V) oder Hauptuntersuchung (H). * = Neues Merkmal, das zwei früher verwendete Merkmale zusammenfasst. Allgemein gilt für Merkmale, die mit (0/1/2) codiert sind: 0=Merkmal fehlend oder Merkmalswert gering, 1=mittlerer Wert, 2=grosser Wert. Weitere Erklärungen in Abb. 2.1.

MERKMAL UND DEFINITION	CODIERUNG	NAME	VERW.
VEGETATIVE MERKMALE			
Verzweigungen 1. Ord. mit Blüten	Anzahl	M1	H
Verzweigungen 1. Ord. alle	Anzahl	M2	V
Verzweigungen 2. Ord. mit Blüten	Anzahl	M3	V
Verzweigungen 2. Ord. alle	Anzahl	M4	V
Sprosslänge	cm	M5	H
Leisten unten (unt. Drittel)	Anzahl	M6	H
Leisten oben (ob. Drittel)	Anzahl	M7	H
Stengeldrüsen hell	0/1/2	N8	V
Stengeldrüsen dunkel	0/1/2	N9	V
Tragblatt 1. Ord./Länge	mm	M10	H
Tragblatt 1. Ord./Breite	mm	M11	H
Tragblatt 1. Ord./gerollt	0/1	N12	V
Tragblatt 2. Ord./Länge	mm	M13	H
Tragblatt 2. Ord./Breite	mm	M14	H
Tragblatt 2. Ord./gerollt	0/1	N15	V
Tragbl. 1. Ord./Drüsen dunkel	0/1/2	N17	H*
Tragbl. 1. Ord./Drüsen hell	0/1/2	N18	H*
Blatt netzadrig (grob/fein)	0/1	N19	H
Blattende stumpf/spitz	0/1	N20	H
Tragbl. 2. Ord./Drüsen hell	0/1/2	N22	H
Tragbl. 2. Ord./Drüsen dunkel	0/1/2	N23	H*
BLUTENMERKMALE			
Sepalen / Länge	Okular	M24	H
Petalen / Länge	Okular	M25	H
Sepalen / Breite	Okular	M26	H
Petalen / Breite	Okular	M27	H
Sepalenform (oval/dreieckig)	0/1	N28	H
Sepalenspitze (stumpf--spitz)	0/1/2	N29	H
Sepalenspitze (keine Zähne/Zähne)	0/1	N30	H
Petalendrüsen marginal, dunkel	0/1/2	N37	H
Sepalendrüsen dunkel	0/1/2	N39	H*
Sepalendrüsen			
(keine/punktförmig/strichfg)	0/1/2	N40	H*
Petalendrüsen laminar, dunkel	0/1/2	N41	H
Petalendrüsen laminar			
(keine/punktförmig/strichfg.)	0/1/2	N42	H*
Symmetrie Petalen (symm./asymm.)	0/1	N43	H
Blütendurchmesser	mm	M44	V
Petalen (nicht gek./gekerbt)	0/1	N45	H

2.2.2.1 Voruntersuchung

Bei einer ersten Sichtung der 1983 gesammelten Daten konnten einige Variablen eliminiert werden, da sie konstant oder redundant waren (M2-M4, N8, N9, N12, N15, M44). Gleichzeitig wurden neue, als wichtig erkannte Merkmale hinzugenommen (N19, N20, N43, N45).

Eine zweite Voruntersuchung am gesamten Material von 1983 und 1984 zeigte, dass einige weitere Merkmale eliminiert werden konnten, da sie beinahe konstant waren , und somit wenig zur Diskrimination der Gruppen beitrugen (N17, N23, N40).

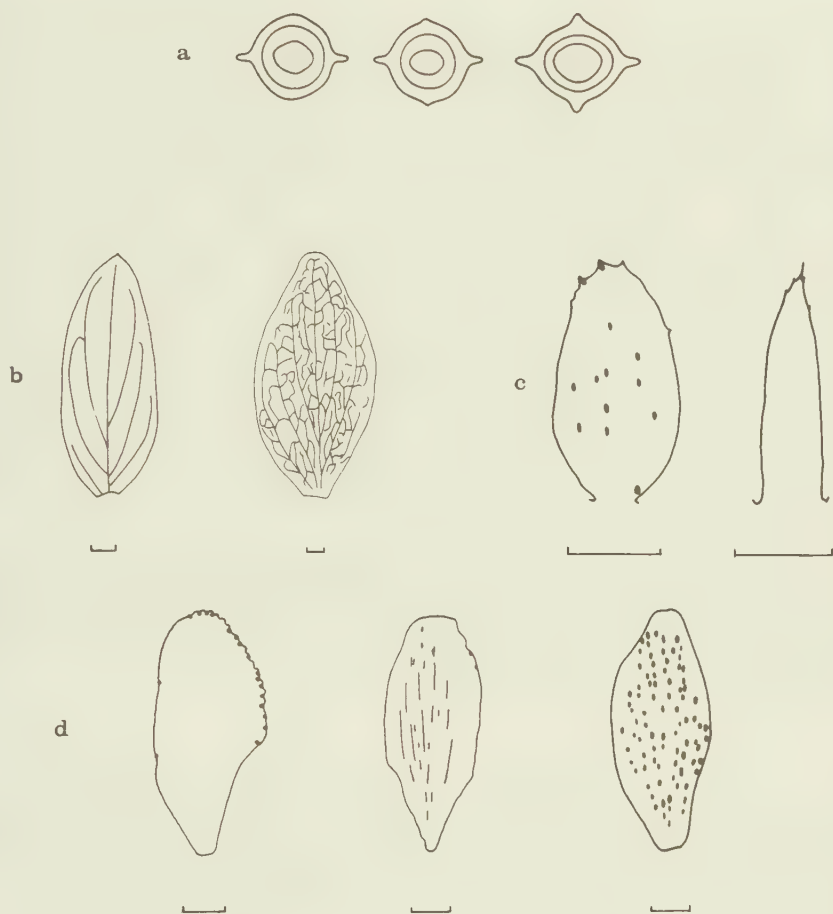


Abb. 2.1: Codierung der morphologischen Merkmale. a) Variablen M6, M7 ('Leisten unten, Leisten oben'), Codierung (nachfolgend immer v.l.n.r.): 2, 3, 4. b) Variable N19 ('Blatt netzadrig'), Codierung: 0, 1. c) Variable N28 ('Sepalenspitz'), Codierung: 0, 1. Variable N29 ('Sepalenspitz'), Codierung: 0, 2. Variable N30 ('Sepalen gezähnt'), Codierung: 1, 1. d) Variable N41 ('Petalendrüsen laminar dunkel'), Codierung: 0, 1, 2. Variable N42 ('Petalenform'), Codierung: 0, 1, 2. Variable N43 ('Symmetrie der Petalen'), Codierung: 1, 0, 0. Variable N45 ('Kerbung der Petalen'), Codierung: 1, 0, 0. Vergleichsstrecken = 2 mm.

2.2.2.2 Hauptuntersuchung

A

Der zur Hauptuntersuchung benutzte, bereinigte Datensatz bestand aus 228 Beobachtungen (206 von Wildstandorten, 2 aus dem Versuchsgarten, 20 von Herbarbelegen (Herbar Universität Zürich)) und 28 Variablen (19 quantitative, 9 qualitative). Um einen ersten Ueberblick über den Datensatz zu erhalten, ist es sinnvoll, eine Hauptkomponentenanalyse durchzuführen. Da die Hauptkomponentenanalyse von den Einheiten der Variablen abhängig ist (diejenige Variable mit der grössten Varianz hat das grösste Gewicht), wird mit der Korrelationsmatrix gerechnet. Es werden alle in Tab. 2.1 mit 'H' bezeichneten Variablen verwendet. Da es aber unzulässig ist, qualitative Variablen in der Hauptkomponentenanalyse zu verwenden, wird zuerst über diese Variablen eine Korrespondenzanalyse durchgeführt und die daraus resultierenden Faktoren werden als neue 'quantitative' Variablen in die Hauptkomponentenanalyse einbezogen. Eine weiterer Grund zur Anwendung der Hauptkomponentenanalyse ist neben der Darstellung von Daten das Erkennen von 'Ausreissern'. Sie liegen bei zweidimensionalen Darstellungen weit ausserhalb der Punktwolken. Einige 'Ausreisser' wurden, nachdem sie auf die Ursache hin überprüft worden waren (Extremstandorte, zu viele fehlende Datenwerte), von der Analyse ausgeschlossen. Ein Streudiagramm der ersten beiden Hauptkomponenten (Abb. 2.2) zeigt, dass sich zwei kleinere Gruppen, (*Hypericum maculatum* (M) und *H. tetrapterum* (T)), deutlich von der dritten Gruppe (*Hypericum perforatum* (P), *H. desetangii* (D), *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* (O)) unterscheiden. *H. maculatum* und *H. tetrapterum* sind aber genau diejenigen Arten, die schon bezüglich ihrer systematischen Stellung nicht kritisch sind. Im weiteren Verlauf der Untersuchung soll daher das Interesse den restlichen, weniger 'gut' trennenden Gruppen gelten, die auch in ihrer systematischen Stellung problematisch sind.

In Tab. 2.3 sind die Resultate einer Varianzanalyse über die fünf a priori Gruppen (D), (M), (O), (P), (T) (ohne Hybriden) zusammengestellt. Im univariaten Fall resultiert für alle quantitativen Variablen ein signifikanter Unterschied der Gruppenmittel. Der Chiquadrat-Test mit den qualitativen Merkmalen zeigt dasselbe Ergebnis. Auch im multivariaten Fall besteht ein signifikanter Unterschied zwischen den Gruppen. Allerdings ist dabei nicht bekannt, ob zwischen allen, oder wenn nicht, zwischen welchen Gruppen Signifikanz besteht.

B

Nach dem Ausscheiden von *Hypericum maculatum* und *H. tetrapterum* sollen im nächsten Schritt die schwierigeren Gruppen D, O und P genauer untersucht werden. In einem Streudiagramm (Abb. 2.3) wiederum der ersten beiden Hauptkomponenten lassen sich zwar die Gruppen P, D und O, unterscheiden, sie sind aber nicht scharf begrenzt, sondern durch zahlreiche Uebergänge verbunden. Vorallem in den 'Zwischenbereichen' erscheinen erwartungsgemäss die mit (H) bezeichneten Hybriden, die ja oft intermediäre Merkmalsausprägungen zeigen.

Eine Clusterprozedur, die aus den Gruppen (D), (O), (P) und (H) zehn disjunkte Cluster bildet, zeigt, dass die Hybriden zwei stark unterschiedliche Gruppen bilden. Die vorgegebenen Gruppen sind ziemlich gut getrennt. Die beiden Hybrid-Gruppen würden, weil sie von den restlichen Gruppen stark abweichen, die Untersuchung der a priori Gruppen stören (Abb. 2.4). Deshalb werden für die folgenden Analysen die Hybriden weggelassen.

Eine weitere Varianzanalyse über die verbliebenen Gruppen (D), (O), und (P) zeigt, dass immer noch die meisten Variablen statistisch signifikante Unterschiede der Gruppenmittel aufweisen, d. h. sie leisten auf diesem Gruppenniveau einen nicht nur zufälligen Beitrag zur Unterscheidung der Gruppen.

Die ursprünglich gebildeten Gruppen (D), (O) und (P) sind somit statistisch gut getrennt. (Tab. 2.4). Das heisst aber nicht, dass die Zuweisung einer Beobachtung zu einer der genannten Gruppen ohne Statistik einfach und eindeutig ist. Es ist sogar oft unmöglich, 'von Hand' mit den zurverfügungstehenden Merkmalen eine Pflanze einer dieser Gruppen zuzuweisen.

Ein weiterer Hinweis darauf, dass die a priori Gruppen auch unter Berücksichtigung von gleichzeitig 28 Variablen eine Berechtigung haben, ist das Resultat einer Diskriminanzanalyse. Unter Einbezug der qualitativen Variablen als Faktoren der Korrespondenzanalyse wurden bei

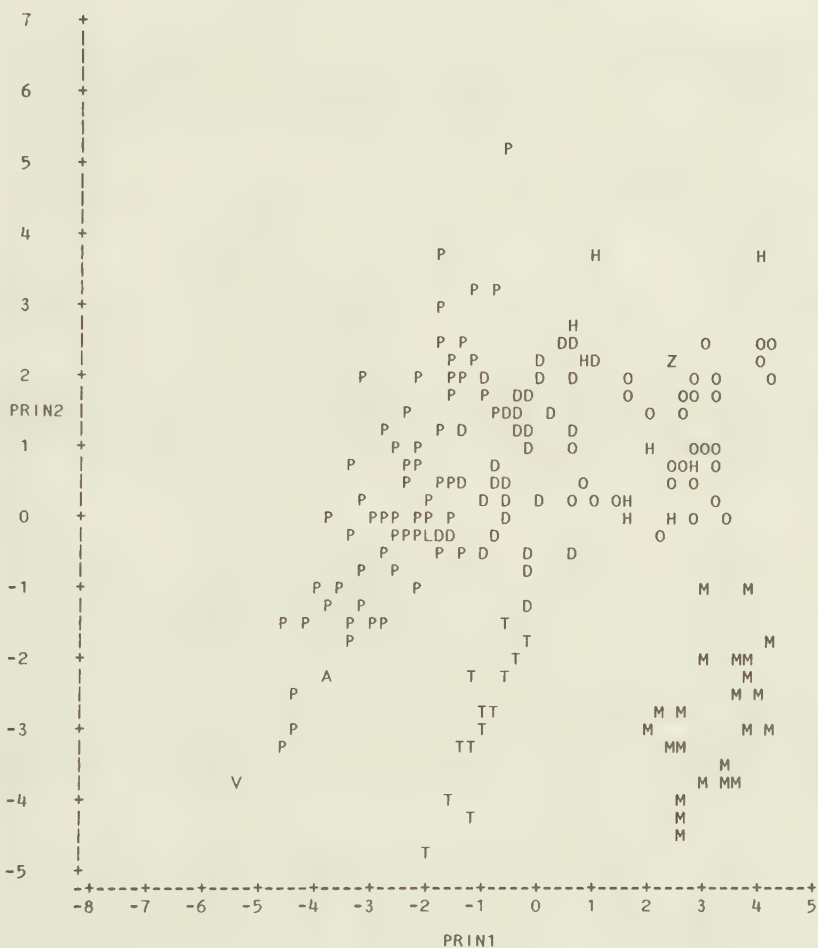


Abb. 2.2:

Hauptkomponentenanalyse über alle fünf Taxa inkl. Hybriden. Streudiagramm der ersten beiden Hauptkomponenten. Verwendet wurden alle in Tab. 2.1 mit 'H' bezeichneten Variablen. Die qualitativen Variablen wurden als Faktoren der Korrespondenzanalyse einbezogen. (A) = *Hypericum perforatum* subsp. *angustifolium*, (D) = *Hypericum x desetangii*, (H) = Hybriden, (L) = *Hypericum perforatum* subsp. *latifolium*, (M) = *Hypericum maculatum* subsp. *maculatum*, (O, Z) = *Hypericum maculatum* subsp. *obtusiusculum*, (P) = *Hypericum perforatum*, (T) = *Hypericum tetrapterum*, (V) = *Hypericum perforatum* subsp. *veronense*.

Tab. 2.2: Häufigkeiten der untersuchten Taxa

Summen von total 150 Standorten

Species	Symbol	Häufigkeit	Prozent
<i>Hypericum x desetangsi</i>	(D)	44	19.7
<i>H. maculatum</i>	(M)	29	13.0
<i>H. mac. subsp. obtusiusculum</i>	(O)	42	18.8
<i>H. perforatum</i>	(P)	77	34.5
<i>H. tetrapterum</i>	(T)	15	6.7
Hybriden	(H)	16	7.2

der Diskriminanzanalyse über die fünf Gruppen (D), (M), (O), (P) und (T) alle Beobachtungen richtig klassiert. Ohne die qualitativen Variablen resultierten 4 Fehlklassierungen. Die Diskriminanzanalyse über die drei Gruppen (D), (O) und (P) mit allen Variablen führte zu einer einzigen Fehlklassierung.

C

Im nächsten Schritt soll untersucht werden, ob innerhalb der bisherigen Gruppen noch weitere 'gute' Untergruppen existieren. Das Streudiagramm der ersten beiden Hauptkomponenten in Abb. 2.3 lässt nicht unbedingt auf die Existenz solcher Gruppen schließen, allerdings ist diese Darstellung nur eine grobe Annäherung an die wirklichen Verhältnisse. Die Clusteranalyse ist eine der möglichen Methoden, um 'natürliche' Gruppen (im statistischen Sinn) zu finden. Eine Voraussetzung, um für einen gegebenen Datensatz einen brauchbaren unter den vielen Clusteralgorithmen zu finden, ist, dass man die Struktur der Daten bzw. der Cluster kennt. Dies ist aber normalerweise nicht der Fall (Everitt, 1980). Durch Prüfen der Verschiedenen Clusteralgorithmen am aktuellen Datensatz mit bekannten Gruppen erwies sich der Algorithmus von Ward (hierarchisch agglomerativ) als der am besten geeignete (Distanz zw. zwei Clustern ist die Summe der Quadrate zw. den zwei Clustern über alle Variablen).

Es gibt bei keinem Clusterverfahren eine allgemeingültige Methode um die Anzahl der Cluster zu bestimmen (Everitt, 1980). Die gewöhnlichen F-Tests der Varianzanalyse können nicht zum Prüfen der Signifikanz zwischen Clustern verwendet werden, weil die Voraussetzungen dafür verletzt sind. Man muss also einerseits aufgrund des Fachwissens über die Daten, andererseits mit Hilfe von Verfahren zur Bestimmung der Clusterzahl, versuchen, die 'richtige' Anzahl der Cluster herauszufinden. Im SAS User's Guide: Statistics, (1982) sind mehrere Verfahren kommentiert, ich benutzte die als 'cubic clustering criterion' (CCC) beschriebene Methode.

Die Anwendung der CCC-Methode auf den Datensatz mit den Gruppen (D), (O) und (P) ergibt ein ausgeprägtes Maximum bei fünf, d. h. es werden fünf gute Cluster vermutet. Die Darstellung dieser Cluster in Abb. 2.5 und Abb. 2.6 zeigt, dass die Gruppe (P) in drei Untergruppen aufgeteilt wird, während die andern (D, O) unverändert bleiben. Es war zu erwarten, dass gerade die (P)-Gruppe aufgeteilt würde, da sie, wie schon aus Abb. 2.2 ersichtlich, sehr variabel ist. Die restlichen Gruppen (D) und (O) zeigen eine geringere Variabilität.

Die auf diese Weise in (P) gebildeten Untergruppen können mit den drei Unterarten *Hypericum perforatum subsp. angustifolium*, *H. perforatum subsp. perforatum* und *H. perforatum subsp. latifolium* in Übereinstimmung gebracht werden. Allerdings zeigen diese 'Untergruppen' keine scharfe Abgrenzung, die Uebergänge sind kontinuierlich, sodass es besser ist, vom Begriff 'Gruppe' abzusehen. Innerhalb des ganzen (P)-Clusters, der eine Gruppe mit sehr grosser Variabilität darstellt, repräsentieren die verschiedenen, auf der Stufe der Subspecies oder Varietät beschriebe-

Tab. 2.3: VARIANZANALYSE

Uni - und multivariate Varianzanalyse über die quantitativen Variablen der fünf a priori Gruppen Chi-quadrattest für die qualitativen Variablen. (D) = *Hypericum x desetangii*, (M) = *Hypericum maculatum subsp.maculatum*, (O) = *Hypericum maculatum subsp.obtusiusculum*, (P) = *Hypericum perforatum*, (T) = *Hypericum tetrapterum*.

VARIABLE		F -.WERT	PROB.>F
M1	Verzweig. 1. Ord.Blüten	25.65	0.0001
M5	Sprosslänge	22.48	0.0001
M6	Anzahl Leisten unten	145.83	0.0001
M7	Anzahl Leisten oben	250.27	0.0001
M10	Tragblatt 1.Ord.Länge	22.97	0.0001
M11	Tragblatt 1.Ord.Breite	46.91	0.0001
M13	Tragblatt 2.Ord.Länge	12.49	0.0001
M14	Tragblatt 2.Ord.Breite	22.84	0.0001
N18	Tragbl.1.Ord.Drüsen,hell	126.90	0.0001
N22	Tragbl.2.Ord.Drüsen,hell	183.29	0.0001
M24	Länge Sepalen	5.88	0.0002
M25	Länge Petalen	74.64	0.0001
M26	Breite Sepalen	106.31	0.0001
M27	Breite Petalen	58.91	0.0001
N37	P.Drüsen marg.dunkel	245.72	0.0001
N39	Sepalendrüssen dunkel	18.40	0.0001
N41	P.Drüsen laminar dunkel	61.16	0.0001
N42	P.Drüsen keine/pkt/strfg	32.62	0.0001
VARIABLE		CHI -.QUADRAT	PROB.>F
N19	Blatt netzadrig	158.380	0.0001
N20	Blattende stumpf/spitz	110.469	0.0001
N28	Sepalenform	128.107	0.0001
N29	Sepalenspitz	169.387	0.0001
N30	Sepalenspitz gezähnt	95.461	0.0001
N43	Symmetrie Petalen	152.924	0.0001
N45	Petalen gekerbt	156.633	0.0001
MULTIVARIATE VARIANZANALYSE			
Hotelling-Lawley Trace		F(72,734) = 56.97	0.0001
Wilks' Criterion		F(72,729) = 42.18	0.0001

nen Taxa nur unterschiedlich positionierte Punkte in einer schwach strukturierten Punktwolke. Sogar die Subspecies *veronense* kann problemlos als am Rande der Punktwolke lokalisierte 'Extremform' betrachtet werden (Abb. 2.7, Abb. 2.8).

Auf dem Niveau der erwähnten vier Unterarten sind aber noch weitere 'Gruppen' denkbar, da nicht nur die zu deren Unterscheidung verwendeten Merkmale (Blattbreite, Blattlänge, Kelchblattbreite) stark variieren. Eine schrittweise Regression zeigt, dass die Merkmale 'helle Blatt-drüsen' (N18), 'Petalendrüssen laminar dunkel' (N41) und 'Länge der Kronblätter' (M25) sehr variabel sind. Allgemein kann man an dieser Stelle bemerken, dass Klassierungen auf der Stufe solch niedriger Taxa aus zwei Gründen problematisch sind:

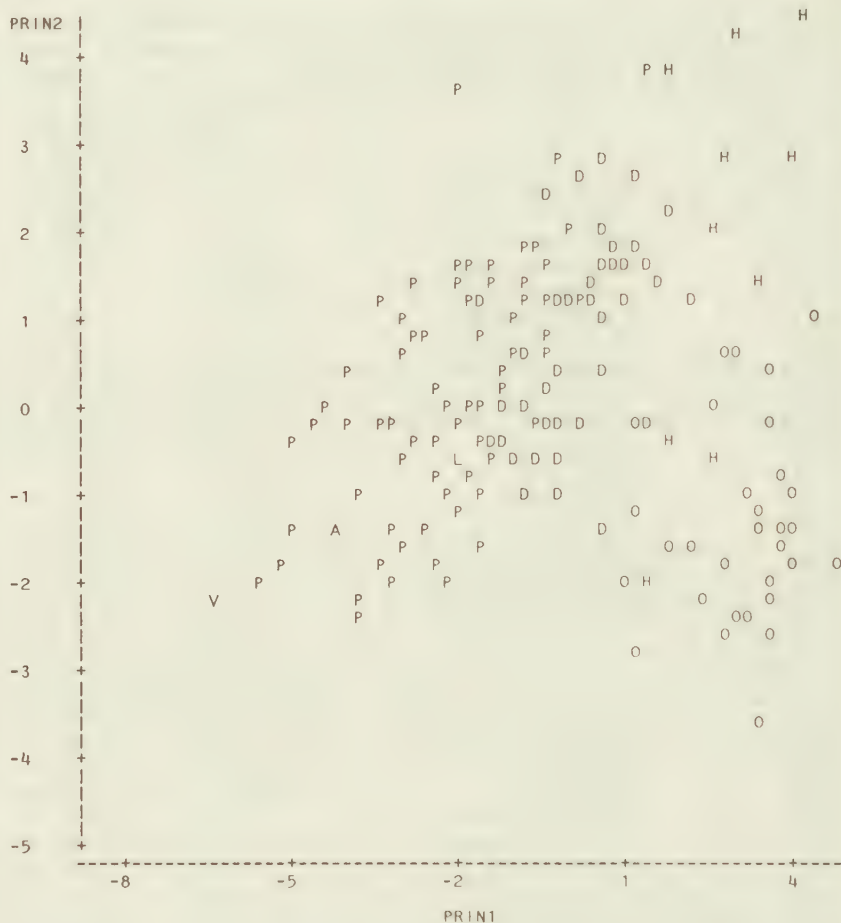


Abb. 2.3: Hauptkomponentenanalyse über die Gruppen (D), (O), (P), (H). Streudiagramm der ersten beiden Hauptkomponenten. Verwendet wurden alle in Tab. 2.1 mit 'H' bezeichneten Variablen. Die qualitativen Variablen wurden als Faktoren der Korrespondenzanalyse einbezogen. (A) = *Hypericum perforatum* subsp. *angustifolium*, (D) = *Hypericum x desetangii*, (H) = Hybriden, (L) = *Hypericum perforatum* subsp. *latifolium*, (O) = *Hypericum maculatum* subsp. *obtusiusculum*, (P) = *Hypericum perforatum*, (V) = *Hypericum perforatum* subsp. *veronense*.

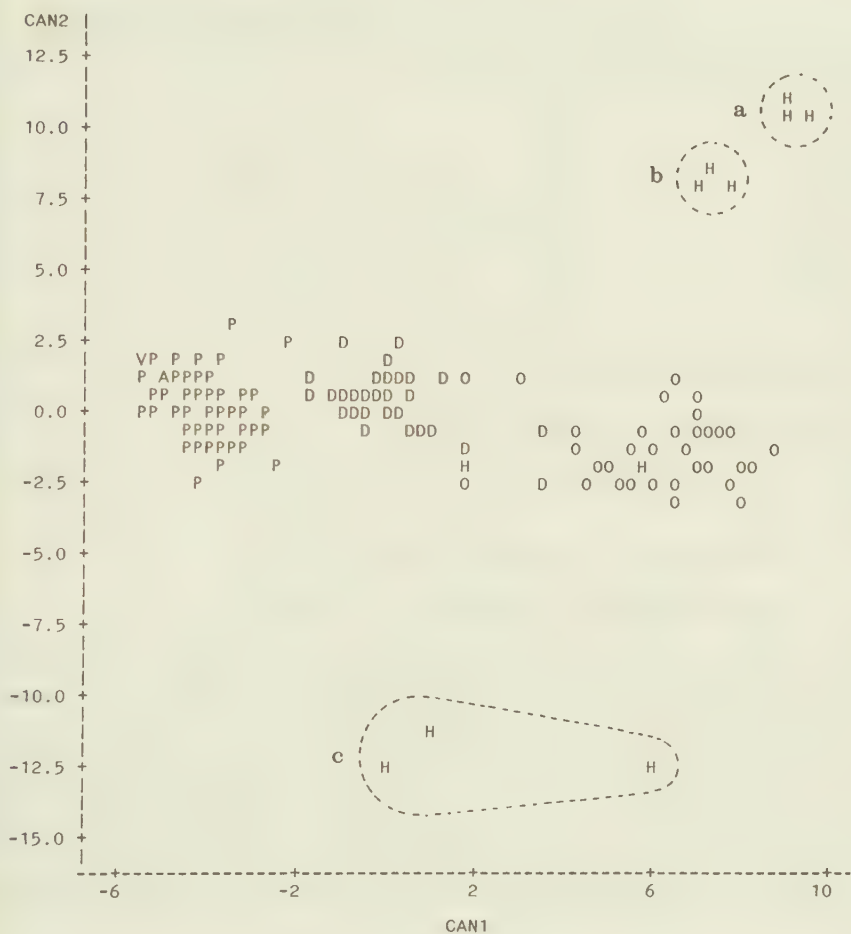


Abb. 2.4:

Clusteranalyse über die Gruppen (D), (O), (P), (H). Streudiagramm der ersten beiden Kanonischen Variablen. Kanonische Diskriminanzanalyse mit den Hauptkomponenten, klassiert mit den Klassen, die mit der SAS-Clusterprozedur FASTCLUS gebildet wurden. (A) = *Hypericum perforatum* subsp. *angustifolium*, (D) = *Hypericum x desetangii*, (H) = Hybriden, (L) = *Hypericum perforatum* subsp. *latifolium*, (O) = *Hypericum maculatum* subsp. *obtusiusculum*, (P) = *Hypericum perforatum*, (V) = *Hypericum perforatum* subsp. *veronense*. a) Hybriden zwischen (T) und (D), b) Hybriden zwischen (T) und (O), c) Formen (Hybriden ?) zwischen (D) und (O).

Tab. 2.4: Varianzanalyse über die Gruppen (D), (O), (P)

Uni - und multivariate Varianzanalyse. Die qualitativen Variablen werden als Faktoren aus einer Korrespondenzanalyse einbezogen (F1 - F5). ** = Signifikanz auf dem Niveau $P < 0.01$, * = $P < 0.05$, - = $P \geq 0.05$.

M1	**	N22	**	M5	-
M6	**	M26	**	M24	-
M7	**	N37	**	M25	-
M10	**	N39	**	M27	-
M11	**	N41	**	F3	-
M13	**	N42	**	F4	-
M14	**	F1	**	F5	-
N18	**	F2	**		

Multivariate Varianzanalyse

Wilks' Lambda $F = 44.7562$ Prob>F 0.0000

1. Die Unterschiede der Merkmalswerte sind gering.
2. Der Anteil der phänotypischen Variabilität ist nicht bekannt.

Es wäre denkbar gewesen, dass die univariat schlecht trennenden Merkmale im multivariaten Fall eine gute Trennung ermöglicht hätten. Dies ist hier nicht der Fall. Der Zweck der multivariaten Analysemethoden ist es, Gruppen dieser Art zu entdecken oder zu bestätigen. Die (P)-Gruppe muss als Gruppe mit extremer Variabilität betrachtet werden. Als Test wurde eine Diskriminanzanalyse über die Cluster von (P) (Abb. 2.8) durchgeführt. Dabei wurden nur diejenigen Merkmale verwendet, die im Bestimmungsschlüssel von Oberdorfer (1979) zur Bestimmung der Subspecies verlangt werden (M10, M11, M24, M26, N28, N29, N30, s. S. 7). Dabei waren durchschnittlich ca. 80% der Zuordnungen zu diesen Clustern richtig. Eine Aufteilung in Untergruppen ist möglich, wenn man eine diffuse Abgrenzung akzeptiert, aber sie ist aufgrund der kontinuierlichen Uebergänge zwischen allen Gruppen und der oben erwähnten Gründe schwierig zu rechtfertigen. Dabei bleibt die ein wenig unbefriedigende Situation, eine Gruppe mit sehr grosser Variabilität nicht in gut definierte Untergruppen aufteilen zu können.

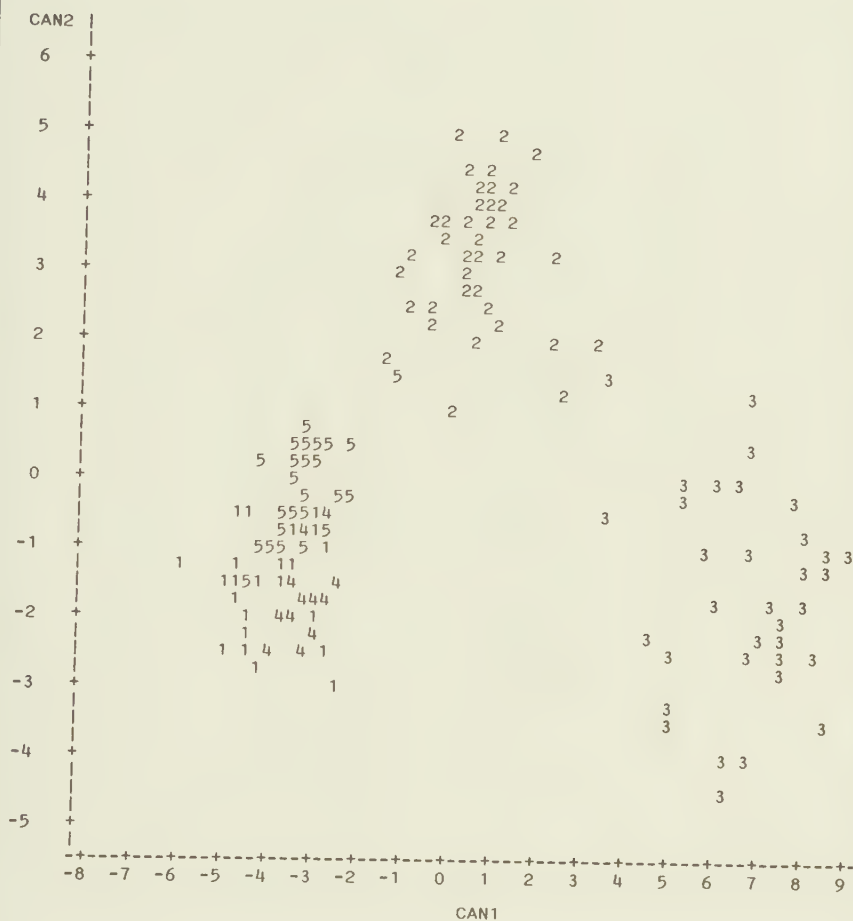


Abb. 2.5: Clusteranalyse. Aufteilung der Gruppen (D), (O) und (P) in fünf disjunkte Cluster. Streudiagramm der ersten beiden Kanonischen Variablen. (1, 4, 5) = Gruppe (P), (2) = Gruppe (D), (3) = Gruppe (O).

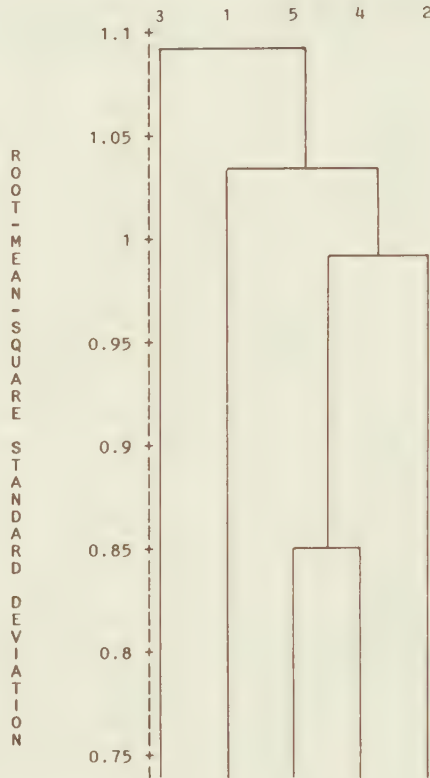


Abb. 2.6: Dendrogramm der Cluster von Abb. 2.5. (1, 4, 5) = Gruppe (P), (2) = Gruppe (D), (3) = Gruppe (O).

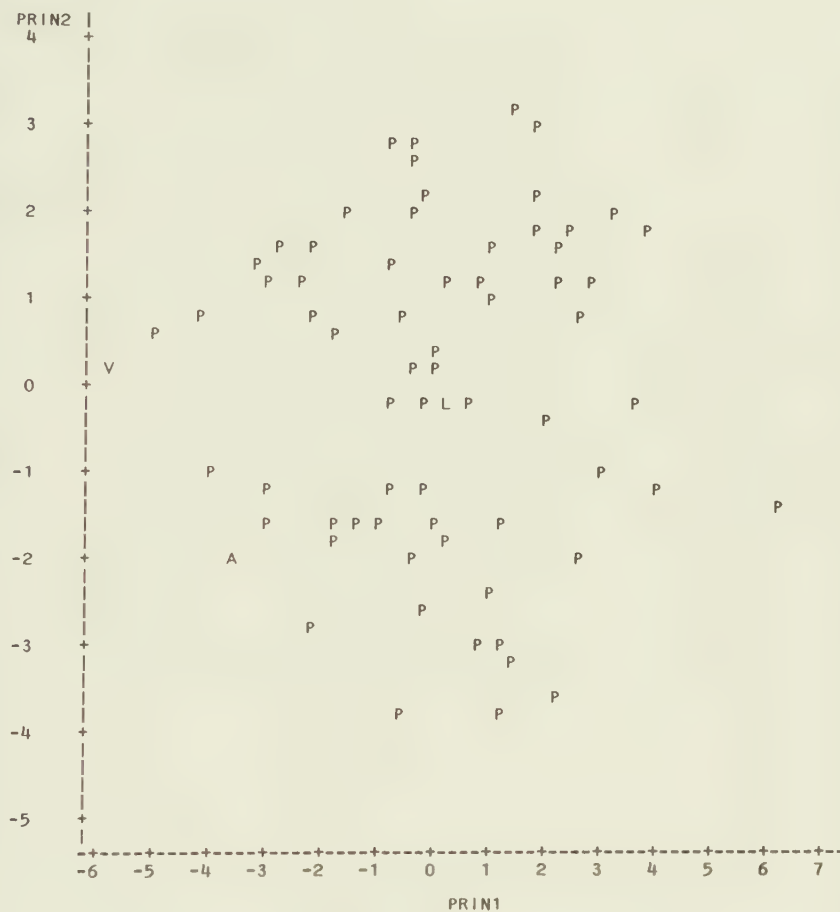


Abb. 2.7: Hauptkomponentenanalyse über die Gruppe (P). Streudiagramm der ersten beiden Hauptkomponenten. (A) = *Hypericum perforatum* subsp. *angustifolium*, (L) = *Hypericum perforatum* subsp. *latifolium*, (P) = *Hypericum perforatum*, (V) = *Hypericum perforatum* subsp. *veronense*.

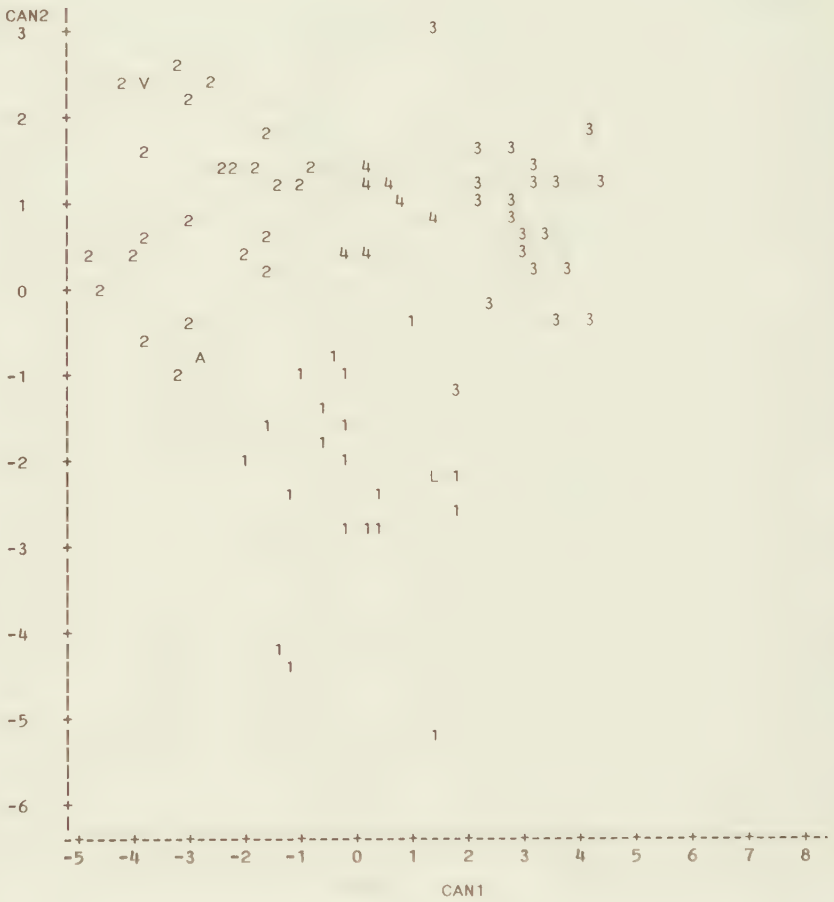


Abb. 2.8: Cluster innerhalb der Gruppe (P). Streudiagramm der ersten beiden Kanonischen Variablen. (A) = *Hypericum perforatum* subsp. *angustifolium*, (L) = *Hypericum perforatum* subsp. *latifolium*, (V) = *Hypericum perforatum* subsp. *veronense*.

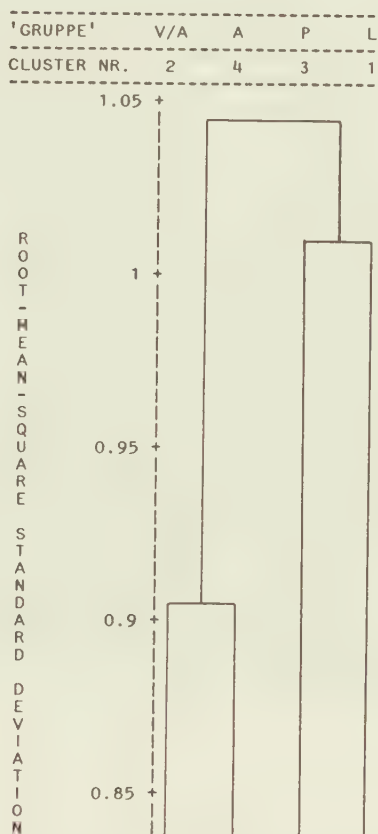


Abb. 2.9:

Dendrogramm der 'Cluster' innerhalb der Gruppe (P). (A) = *Hypericum perforatum* subsp. *angustifolium*, (L) = *Hypericum perforatum* subsp. *latifolium*, (P) = *Hypericum perforatum* subsp. *perforatum*, (V) = *Hypericum perforatum* subsp. *veronense*. Die Clusternummern entsprechen denjenigen aus Abb. 2.8.

2.2.2.3 Hybriden

Die als Hybriden erkannten Pflanzen finden sich in den Streudiagrammen naturgemäss zwischen den eigentlichen Gruppen. Viele der Hybriden wurden erst im Verlauf der Datenauswertung erkannt. Drei unterschiedliche Hybridgruppen können festgestellt werden (Abb. 2.4), nämlich a) die Kreuzungen *Hypericum tetrapterum* x *H. x desetangsii* (Abb. 2.4, Cluster a), b) *Hypericum tetrapterum* x *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* (Abb. 2.4, Cluster b) und c) *H. desetangsii* x *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* (Abb. 2.4, Cluster c). Aufgrund der Resultate der Kreuzungsversuche sind diese Hybriden, sofern die Elterarten am Standort zusammen vorkommen, auch zu erwarten. Bei den unter a) erwähnten Hybriden ist nicht klar, mit welchen der beiden Arten *H. tetrapterum* gekreuzt wurde. An einigen Hybridstandorten (z. B. Reussufer bei Rickenbach, Standortnr. 62) waren alle drei Arten vertreten. Weitere Bastarde, deren hybridogener Ursprung nicht leicht zu erkennen, und teilweise auch unsicher ist, finden sich nahe bei den Gruppen (D) und (O). In solchen Fällen ist es schwierig, zu entscheiden, ob die betreffenden Merkmalsausprägungen sich im normalen Bereich der Variabilität der Gruppe befinden oder als Folgen der Introgression zu deuten sind. Hybriden, die der Kreuzung *Hypericum tetrapterum* x *H. maculatum* subsp. *maculatum* (= *H. laschii* Fröhlich) ähnlich sind, wurden an zwei Standorten am Albis (Standortnr. 76, 77) gefunden. In der näheren Umgebung kamen aber nur *H. tetrapterum* und *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* vor, sodass die Hybriden vermutlich aus diesen beiden Taxa entstanden sind. Auffallend ist, dass es in Verbindung mit der (P)-Gruppe wenige, als Hybriden erkannte Beobachtungen gibt. Es gibt dafür zwei Gründe:

1. *H. perforatum* ist beinahe vollständig (97%) apomiktisch (Noack, 1939). Das heisst, dass auch bei Kreuzbestäubung praktisch keine Hybriden auftreten (s. Kap. 3).
2. Die grosse Variabilität der Gruppe erschwert das Erkennen von Hybriden.

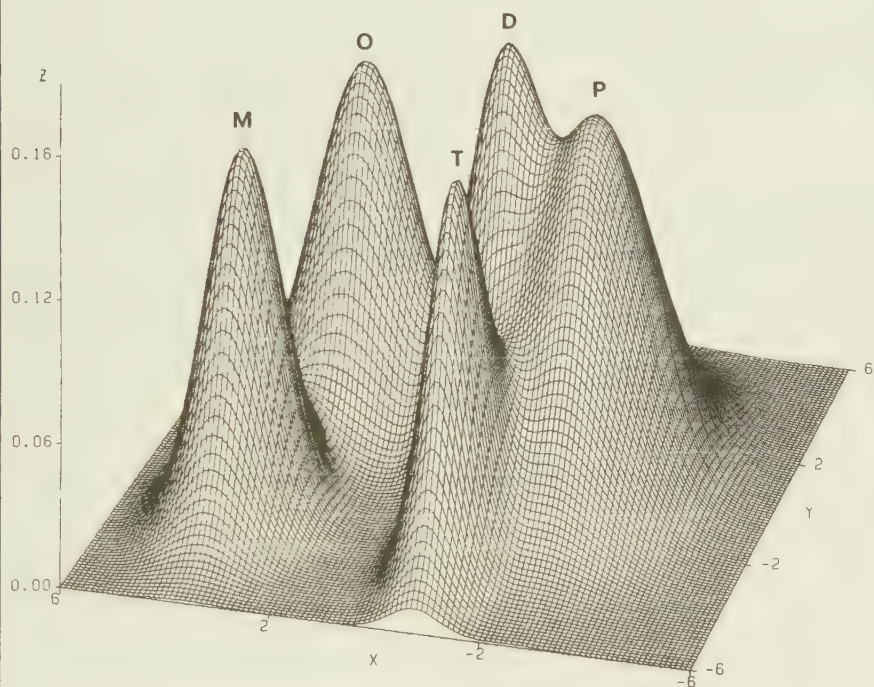


Abb. 2.10:

Zweidimensionale Normalverteilungsdichtefunktionen der fünf untersuchten Sippen. Parameter sind Mittelwert, Standardabweichung und Korrelation der ersten beiden Hauptkomponenten für jede Gruppe. (D) = *Hypericum x desetangii*, (M) = *Hypericum maculatum subsp. maculatum*, (O) = *Hypericum maculatum subsp. obtusiusculum*, (P) = *Hypericum perforatum*, (T) = *Hypericum tetrapterum*.

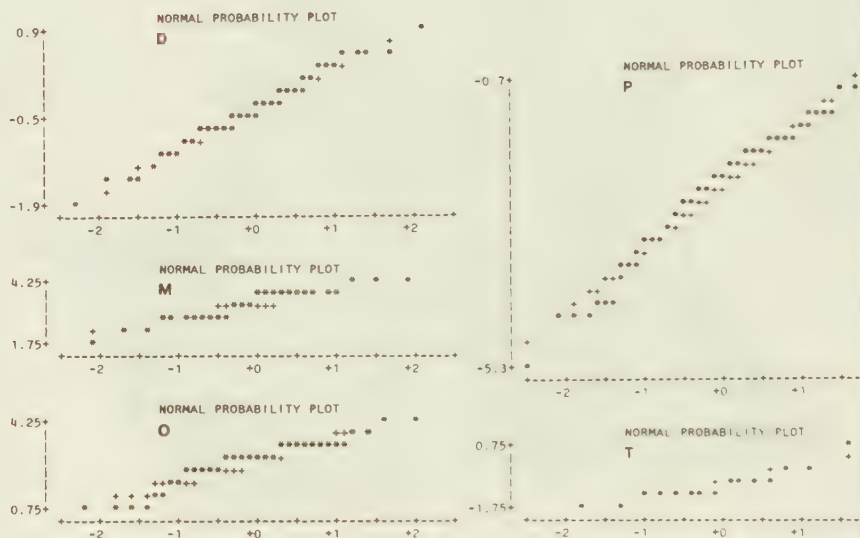


Abb. 2.11:

Test auf Normalverteilung der 1. Hauptkomponenten innerhalb jeder Gruppe. Die Normal-Probability-Plots zeigen, dass eine grobe Verletzung der Annahme von Normalverteilung innerhalb der Gruppen nicht vorliegt. (D) = *Hypericum x desetangsi*, (M) = *Hypericum maculatum subsp. maculatum*, (O) = *Hypericum maculatum subsp. obiusiusculum*, (P) = *Hypericum perforatum*, (T) = *Hypericum tetrapterum*.

2.2.2.4 Bestimmungsschlüssel

Der folgende Schlüssel gilt für die Bestimmung der fünf untersuchten Taxa (ohne Subspecies). Es ist eine Erweiterung des Schlüssels aus der pflanzensoziologischen Exkursionsflora von Oberdorfer (1979), der mir als der geeignetste scheint. Die neu hinzugezogenen Merkmale sind solche, die aufgrund von schrittweisen Regressionen zwischen den zu unterscheidenden Gruppen, entsprechend dem Vorgehen im Bestimmungsschlüssel, am besten diskriminieren. Es sind Merkmale, die leicht zu erfassen sind, die einen wesentlichen Beitrag zur Unterscheidung leisten und somit die Bestimmung vereinfachen. Wie meistens bei solchen Problemen, kann die Bestimmung nur aufgrund des ganzen Merkmalskomplexes erfolgen. Die folgenden Merkmale wurden hinzugefügt: Blattende stumpf/spitz (N20), Petalendrüsen laminar dunkel (N41, N42), Symmetrie der Petalen (N43) und die Kerbung der Petalen (N45).

Einige der wichtigsten Merkmale, Kelchblattgrösse und Form, sind auch die problematischsten, da sie extrem variabel sind (sogar innerhalb derselben Blüte). Eine Trennung von *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* und *H. x desetangii* aufgrund nur dieser beiden Merkmale, wie dies im Schlüssel zur Flora der Schweiz (Hess, Landolt, Hirzel, 1976) erfolgt, ist nicht möglich. Das von Oberdorfer (1979) verwendete Merkmal 'Kronblattlänge' zur Unterscheidung von *H. maculatum* subsp. *maculatum* und *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* wurde weggelassen, da es innerhalb des untersuchten Datensatzes keinen Beitrag zur Diskrimination leistete. Die Bereiche der im Schlüssel verwendeten Grössenangaben sind die Limiten der 10%-90% Intervalle der jeweiligen Gruppen des untersuchten Datensatzes. Die Unterarten von *H. perforatum* werden nicht aufgeschlüsselt.

Die Histogramme in Abb. 2.10 sollen die Trennwirkung der am besten diskriminierenden Merkmale zwischen den jeweiligen Gruppen (entsprechend der Reihenfolge im Schlüssel) zeigen.

- 1 Stengel 4-kantig (4 gleichstarke oder 2 schwach und 2 gut ausgeprägte Kanten), geflügelt oder ungeflügelt.
- 2 Petalen 10-16 mm lang, goldgelb symmetrisch oder asymmetrisch; Stengel 4- kantig (oder 2 der 4 Kanten schwach ausgeprägt), nicht geflügelt,
- 3 Kelchblatt elliptisch oder zugespitzt, stumpf oder mit gezählter Spitze. Blatt breit eiförmig, Blattende stumpf, locker oder dicht netzadrig, zerstreut durchscheinend punktiert. Petalen marginal und laminar schwarz drüsig punktiert. Blütezeit 6-8.
- 4 Kelchblatt elliptisch, ganzrandig oder schwach gezähnt. Petalen symmetrisch, laminar und marginal mit punktförmigen Drüsen. Blatt dicht netzadrig, nicht oder wenig durchscheinend punktiert. Stengel 4-kantig, 24-50 cm. Blütenstand dicht gedrängt.
H. maculatum subsp. maculatum
- 4* Kelchblatt eiförmig länglich, meist zugespitzt, and der Spitze gezähnt. Petalen mit strichförmigen, laminaren Drüsen. Blatt locker netzadrig, zerstreut durchscheinend punktiert. Stengel 4- kantig (oft 2 Kanten schwach ausgeprägt), 45-80 cm. Blütenstand locker verzweigt.
H. maculatum subsp. obtusiusculum
- 3* Kelchblatt lanzettlich lineal, spitz oder in Spitze ausgezogen. Blatt länglich eiförmig, fein durchscheinend punktiert, Blattende spitz, Blatt nicht dicht netzadrig. Stengel mit 2 gut und 2 meist schwach ausgeprägten Kanten, reich verzweigt, 45-90 cm hoch. Petalen gekerbt, asymmetrisch, meist marginal schwarzdrüsig. Blütezeit 6-8.
H. x desetangsii
- 2* Petalen 6-8 mm lang, blassgelb, symmetrisch; Stengel 4- kantig, meist geflügelt. (Blätter breit, dicht und sehr fein punktiert. Stengel 40-90 cm).
H. tetrapterum
- 1* Stengel +- deutlich 2-kantig oder stielrund, ungeflügelt, bereift. (Blatt durchscheinend punktiert; Blattende spitz; Kelchblatt lanzettlich, spitz, selten gezähnt (subsp. latifolium). Breite und Form sehr variabel; Petalen goldgelb, marginal schwarz punktiert, laminar z.T. strichförmige Drüsen; Stengel 40-105 cm; Blütezeit 7-8).
H. perforatum

2.3 Diskussion

In dieser mit Hilfe von statistischen Methoden durchgeführten Untersuchung konnte gezeigt werden, dass sich die fünf anfangs gebildeten Gruppen *Hypericum perforatum*, *H. x desetangii*, *H. maculatum subsp. obtusiusculum*, *H. maculatum subsp. maculatum* und *H. tetrapterum* in die drei sehr gut getrennten Gruppen (T), (M) und (P, D, O) aufspalten lassen. Auch die Gruppen (P), (D) und (O) sind multivariat (unter Berücksichtigung von gleichzeitig 28 Variablen) gut getrennt. Diese signifikanten multivariaten Unterschiede bedeuten aber nicht, dass diese Taxa bei der Bestimmung leicht auseinanderzuhalten wären, aber ihre Existenz ist berechtigt. Aufgrund der grossen Variabilität von *Hypericum perforatum* wurde in dieser Gruppe nach weiteren Untergruppen gesucht. Dabei resultierte eine mässige Übereinstimmung der gefundenen 'Gruppen' mit den genannten Unterarten. Die 'Gruppen' sind aber nicht scharf begrenzt und durch Übergänge verbunden. Ebenso ist der Anteil der phänotypischen Variabilität nicht bekannt. Möglicherweise liessen sich diese 'Gruppen' durch Einbezug weiterer, z. B. oekologischer Merkmale, schärfer abgrenzen. Aufgrund nur morphologischer Merkmale bleibt diese Aufteilung fragwürdig.

Kapitel III

OEKOLOGIE

3.1 Einleitung

Neben den morphologischen stellen die oekologischen Faktoren einen weiteren Merkmalskomplex zur Beschreibung von Sippen dar. Zusätzlich zur allgemeinen Charakterisierung der Standorte wird in diesem Kapitel geprüft, ob sich die untersuchten morphologischen Gruppen (s. Kap.2) auch bezüglich ihrer oekologischen Ansprüche unterscheiden, oder anders formuliert: Existieren 'oekologische Gruppen', die den 'morphologischen' entsprechen? Die oekologischen Daten stammen von 177 Standorten in der Schweiz (s. Abb. 3.1) und beinhalten als biotische Faktoren Vegetationsaufnahmen der Standorte der jeweiligen *Hypericum*-Sippe, als abiotische Faktoren den pH-Wert des Bodens, die Höhe über Meer, Neigung und Exposition. Bei der Auswahl der Standorte (s. auch 2.2.1) wurde darauf geachtet, ein möglichst grosses oekologisches Spektrum zu erfassen.

3.2 Standortsansprüche

Angaben bezüglich der Standortsansprüche der verschiedenen Sippen findet man bei Hegi (1908), Ellenberg (1978) und Wilmanns (1978), aber auch in Florenwerken wie z.B. Flora der Schweiz (Hess, Landolt, Hirzel, 1976) und Oberdorfer (1979). Diese Angaben geben aber nur grobe Anhaltspunkte, weil einerseits nur wenig über die oekologischen Bedingungen dieser Sippen bekannt ist, andererseits weil diese Sippen (vor allem *H. perforatum*) ein breites oekologisches Spektrum besiedeln können. Im folgenden wird eine kurze Beschreibung der Standortsansprüche der untersuchten Taxa gegeben. Sie setzt sich zusammen aus Angaben aus der Literatur und aus bei der Feldarbeit selbst gemachten Beobachtungen und gilt streng genommen nur für das untersuchte Gebiet.

- *H. perforatum* (exkl. subsp./var *veronense*).
 - kollin, montan, subalpin (im Wallis bis 1600 m gefunden).
 - feuchte bis sehr trockene, neutrale bis saure Böden, humos oder roh.
 - Gebüschsäume an Waldrändern, Wegen und Böschungen, in Magerrasen, Heidekrautheiden, Brachen, Waldlichtungen (Schläge), Schuttfuren, gestörte Standorte; Pionierpflanze.
 - vor allem im *Trifolio-Geranietea sanguinei* und *Epilobietea angustifolii*-Gesellschaften, auch in *Molinio-Arrhenatheretea*-Gesellschaften, fehlt meist in Wirtschaftswiesen.
- *H. x desetangii*
 - kollin, montan.
 - nasse bis wechselfeuchte, nährstoffreiche, +- neutrale Böden.

- Flachmoore, Hochstaudengesellschaften, Gräben und Ufer.
- Molinietales-Ordnungs-Charakterart, vor allem im Filipendulion.

- *H. maculatum subsp. obtusiusculum*

- montan, (kollin), bis 1200 m gefunden. Hess, Landolt, Hirzel, (1976) geben für diese Sippe nur den kollinen Bereich an, während Hegi (1931) und Oberdorfer (1979) als Hauptverbreitungsgebiet die montane Stufe angeben, was genau mit meinen Beobachtungen übereinstimmt.
- vernässte, wechselfeuchte, neutrale bis saure Böden.
- Filipendulion Verbands-Charakterart, Staudengesellschaften, feuchte Hänge.

- *H. maculatum subsp. maculatum*

- montan (ab 900 m), subalpin, alpin (Nordeuropa auch im Tiefland).
- wechselfeuchte bis nasse, neutrale bis (meist) saure Böden auf Kalk oder Silikat.
- Alpweiden, Hochstaudenfluren, Wildheurasen, Waldlichtungen.
- Nardetalia-Ordnungs-Charakterart, vor allem im Violion und Poion- alpinae.

- *H. tetrapterum*

- kollin, montan.
- wechselfeuchte, nasse, zeitweise überschwemmte, nährstoffreiche, schwach saure bis basische Böden.
- Staudenfluren an Ufern, Bächen, an Gräben, Röhricht und Seggenbestände, Saum von Weidegebüsch, Flachmoore.
- Filipendulion-Verbands-Charakterart, auch in Phragmitetalia-, Agrostietalia- und Epilobietea-angustifolii-Gesellschaften.



Abb. 3.1: Standorte der untersuchten Sippen. Jedes Quadrat stellt einen Standort dar. Karte der Schweiz: Vergleichsstrecke = 50 km.

3.3 Vergleich der Standorte

3.3.1 Material und Methoden

Wie in der Einleitung erwähnt, wurden am Standort neben den Vegetationsaufnahmen weitere oekologische Daten wie pH-Wert des Bodens, Höhe über Meer, Neigung und Exposition erhoben. Eine Liste der Standorte mit diesen Daten ist in Tab. 3.1 zusammengestellt. Weitere Angaben zu den Standorten wie Koordinaten der Schweizerischen Landeskarte und eine kurze Charakterisierung der Standorte mit vegetationskundlichen Begriffen sind in Tab. 1 im Anhang A zu finden.

Die Bodenproben zur pH-Messung wurden aus dem Wurzelbereich der jeweiligen *Hypericum*-Spezies am Standort aus 5 - 10 cm Tiefe entnommen. Gemessen wurde sogleich am Standort mit einem Hellige pH-Meter, dabei wurde auf einen halben pH-Wert genau geschätzt. Eine weitere Bodenprobe pro Standort wurde getrocknet und aufbewahrt. Auf eine Bestimmung des Kalkgehaltes des Bodens wurde verzichtet, da pH und Kalkgehalt meist stark korreliert sind (Diplomarbeit, 1982).

Die Neigung des Standortes wurde mittels Messlatte und Wasserwaage geschätzt, bei unebenem Gelände wurde ein Mittelwert geschätzt (%).

Die Vegetationsaufnahmen wurden nach der Methode von Braun-Blanquet erhoben (Braun-Blanquet, 1964; Wilmanns, 1978), wobei aber der Merkmalswert 'r' dieser Skala (r =nur 1 Individuum in der Aufnahme fläche) weggelassen wurde. Die Pflanzennamen, die verwendet wurden, entsprechen denjenigen von Ellenberg (1979). Eine generelle Grösse der Aufnahme fläche konnte nicht festgelegt werden, da sie jeweils der Beschaffenheit des Geländes entsprechend bestimmt werden musste. Die Bedingung war, dass die Fläche keine ersichtlichen physiognomischen oder standörtlichen Differenzen aufwies (s. Tab. 3.1). Die Vegetationsaufnahmen wurden in einer Tabelle zusammengestellt, und, wie es in der Pflanzensoziologie üblich ist, in der Weise sortiert, dass Arten, die hohe Affinität haben, in der Senkrechten zusammenstehen und Standorte, die eine ähnliche Artenkombination aufweisen, in der Waagrechten beieinanderstehen. Um eine Tabelle in der beschriebenen Weise zu sortieren (nach Zeilen und Kolonnen), werden mit einer Korrespondenzanalyse die entsprechenden Faktoren berechnet. Nach den jeweils ersten (korrespondierenden) Faktoren können dann die Kolonnen (Arten), bzw. Zeilen (Standorte) sortiert werden. Für die Korrespondenzanalyse wurde die ursprüngliche Datenmatrix mit den Codes der Braun-Blanquet Skala in eine ordinale Skala nach folgendem Schema transformiert (s. Wildi & Orloci, 1983):

leer	= 0
+	= 2
1	= 3
2	= 5
3	= 7
4	= 8
5	= 9

In weiteren Statistiken mit den Vegetationsdaten wurden in der Folge immer die Faktoren der Korrespondenzanalyse benutzt. Vorgehen und Methodik beim Auswerten der abiotischen Standortsfaktoren wird jeweils im entsprechenden Kapitel erklärt.

Eine andere Möglichkeit zur Beschreibung der Oekologie der Standorte ist in den oekologischen Zeigerwerten gegeben. In einem weiteren Datensatz wurden die Zeigerwerte für alle in der Vegetationstabelle vorkommenden Arten aus der Liste von Ellenberg (Ellenberg, 1979) aufgenommen. Für alle Standorte wurden mittlere Zeigerwerte (nicht gewichtet, nur nach Vorhandensein der Arten) berechnet. Die Karte mit den Standorten (Abb. 3.1) wurde mit dem Programmpaket VCPlot erstellt (Dorigo, 1983).

Tab. 3.1: Liste der Standorte, sortiert nach Standortnummer

STNR=Standortnummer, SPEZ=Spezies (Sippe) an diesem Standort, PH=pH-Wert des Bodens, ALT=Höhe über Meer, EXP=Exposition, N=Neigung (%), FL=Fläche (qm).

ORT	STNR	SPEZ	PH	ALT	EXP	N	FL
BONSTETTEN	1.0	P	7.0	630	S	10	5
SIHLBRUGG	2.0	P	7.0	600	S	80	2
BUCHENEGG	3.1	P	7.0	770	E	70	4
BUCHENEGG	3.2	P	7.0	770	E	70	4
OBFELDEN	4.0	P	7.0	420	E	10	4
OBFELDEN	5.0	T	7.0	420	E	30	4
OBFELDEN	6.0	P	7.0	420	W	10	4
AMDEN	7.0	M	4.5	1390	P	0	4
ADLISWIL	9.0	P	7.0	450	E	35	4
ADLISWIL	11.0	T	6.5	450	E	35	2
LEIMBACH	12.0	D	7.0	545	SE	10	4
LEIMBACH	13.0	P	6.5	570	SE	20	4
ALBISHORN	14.0	D	6.5	855	SW	10	4
ALBISHORN	15.0	O	7.0	855	SW	10	4
ALBISHORN	16.0	O	6.5	860	E	66	4
GIBSWIL	17.0	D	7.0	760	E	20	4
GIBSWIL	18.0	D	7.0	760	E	100	2
GIBSWIL	19.0	D	6.5	760	P	0	4
NIEDERWENINGEN	20.0	P	4.0	612	P	0	4
NIEDERWENINGEN	21.0	P	4.5	612	P	0	4
NIEDERWENINGEN	22.0	D	6.0	612	P	0	4
MASCHWANDEN	23.0	P	7.0	390	P	0	4
MASCHWANDEN	24.0	P	5.0	390	P	0	4
UTTENBERG	25.0	P	7.0	450	E		4
UTTENBERG	26.0	P	4.0	450	P	0	4
KERNS	27.0	M	5.5	1400	N	60	4
KERNS	28.0	P	7.0	995	NW	50	6
WICHELSEE	29.0	T	7.0	460	P	0	4
ROSSAU	30.0	D	7.0	450	NE		4
ROSSAU	31.0	P	6.5	440	NE	50	9
KAPPEL	32.0	DP	5.0	570	P	0	10
UNTERWASSER	33.0	M	4.0	1910	E	66	9
UNTERWASSER	34.0	M	5.5	1860	N	100	9
HORGENBERG	36.0	D	7.0	640	SW	10	10
UNTERSCHAECHEN	37.0	P	7.0	1090	SW	150	4
KLAUSENPASS	38.0	H	7.0	1580	SW		2
KLAUSENPASS	39.0	M	4.5	2090	SE	10	30
OBERALP	41.0	M	4.5	2070	SW	50	10
RUETI	42.0	PT	7.0	457	P	0	9
IBERGEREGG	43.0	M	4.0	1490	N	50	9
IBERGEREGG	44.0	M	4.5	1550	N	50	9
IBERGEREGG	45.0	M	6.5	1480	N	10	2
BUCHTHALEN	46.0	P	4.5	455	P	0	20
OTTENBACH	56.0	P	7.0	380	SW		20
AFFOLTERN	57.0	DP	5.0	640	SW	10	50
MUEHLAU	60.0	DPT	6.5	390	P	0	30
MUEHLAU	61.0	DT	7.0	390	P	0	16
MUEHLAU	62.1	DPT	7.0	390	P	0	80
MUEHLAU	62.5	DPT	7.0	390	P	0	80

ORT	STNR	SPEZ	PH	ALT	EXP	N	FL
MUEHLAU	62.6	DPT	7.0	390	P	0	80
MUEHLAU	63.0	DP	7.0	390	P	0	45
RICKENBACH	64.0	DP	7.0	388	P	0	4
RICKENBACH	65.0	DPT	7.0	387	P	0	20
OTTENBACH	66.0	P	7.0	385	P	0	4
SCHAFFHAUSEN	67.0	DO	4.0	554	P	0	100
SCHAFFHAUSEN	68.0	P	6.5	536	P	0	16
EUTHAL	69.0	D	7.0	895	E	100	9
EUTHAL	70.0	D	6.5	891	P	0	9
EUTHAL	71.0	DM	4.5	891	P	0	16
EUTHAL	72.0	O	7.0	891	W	100	8
ALBISPASS	75.0	O	5.0	860	P	0	16
ALBISPASS	76.0	DH	7.0	865	P	0	10
ALBISPASS	77.0	O	7.0	865	P	0	6
ALBIS HOCHWACHT	78.0	DO	6.5	870	SW	100	9
SCHOEFFLISDORF	79.0	P	7.0	634	E	10	8
SCHOEFFLISDORF	80.0	P	4.0	647	P	0	15
SCHOENENBERG	81.0	P	7.0	690	NE	100	8
SCHOENENBERG	82.0	P	7.0	690	NE	100	24
SCHOENENBERG	83.0	P	5.0	685	NE	50	3
SCHOENENBERG	84.0	P	7.0	685	P	0	2
HIRZEL	85.0	DO	4.0	665	P	0	9
HIRZEL	86.0	O	4.0	665	P	0	15
HIRZEL	87.0	DO	5.0	665	P	0	15
HUETTEN	88.0	D	7.0	664	P	0	10
HIRZEL MORGENTAL	89.0	T	6.5	670	P	0	8
HIRZEL MORGENTAL	90.0	DO	4.0	670	E	10	28
GOTTSCHALKENB.	91.0	O	5.5	880	NE	25	15
GOTTSCHALKENB.	91.2	DO	4.5	880	NE	25	12
HOEHRONEN	92.0	O	7.0	1115	P	0	12
WALENSTADTBERG	93.0	M	4.5	1320	SE	100	20
WALENSTADTBERG	94.0	M	5.0	1630	SW	100	16
ZUGERBERG	97.0	DO	6.5	950	S	100	10
WETZIKON	98.0	O	4.5	540	E	10	25
WETZIKON	99.0	T	6.0	540	P	0	40
WETZIKON	100.0	P	5.0	540	P	0	5
WETZIKON	101.0	T	6.0	540	P	0	30
WETZIKON	102.0	T	6.5	540	P	0	96
WETZIKON	103.0	P	7.0	545	SW	100	40
WETZIKON	104.1	P	5.0	540	SW	10	25
BOPPELSEN	105.0	T	7.0	555	P	0	30
BOPPELSEN	106.0	T	7.0	580	S	10	12
EHRENDINGEN	107.0	P	7.0	580	NW	10	25
EHRENDINGEN	108.0	DT	6.0	570	P	0	25
EHRENDINGEN	109.0	D	6.0	570	P	0	36
ALTMATT	111.0	DMO	4.0	930	P	0	125
ALTMATT	112.0	O	4.0	920	SE	5	6
ALTMATT	113.0	DO	7.0	930	P	0	50
KLOENTAL	116.0	P	7.5	850	E	20	20
KLOENTAL	117.0	M	5.0	1205	S	30	20
KLOENTAL	118.0	P	7.0	1100	S	100	9
GIBSWIL	119.0	T	7.5	754	P	0	20
FISCHENTHAL	120.0	O	7.0	740	NW	50	25
GIBSWIL	121.0	O	7.0	755	P	0	10
SCHNEBELHORN	122.0	DP	4.5	1200	SW	50	100
SCHNEBELHORN	123.0	O	4.0	1196	P	0	4

ORT	STNR	SPEZ	PH	ALT	EXP	N	FL
FAERNIGEN	125.0	M	4.0	1500	NE	30	20
WASSEN	127.0	P	5.0	930	E	100	25
UNTERWASSER	129.0	M	5.0	1420	SW	100	20
UNTERWASSER	130.0	M	5.0	1960	S	150	16
UNTERWASSER	131.0	M	5.0	1670	W	70	12
RICKEN	132.0	OP	5.0	795	P	0	25
ALBIS	133.0	DO	5.5	870	P	0	9
ALBIS	134.0	OP	4.5	870	S	35	20
GLETSCH	135.0	P	7.0	1600	SE	10	3
RIEDERALP	136.0	M	5.0	1810	SE	150	3
RIEDERALP	137.0	M	4.5	1740	SE	100	16
RIEDERALP	139.0	P	4.5	1520	SE	10	2
RIEDERALP	140.0	MP	4.5	1540	E	50	20
RIEDERALP	141.0	P	5.0	1420	SE	100	20
OTTENBACH	142.0	P	7.0	380	P	0	20
ALTHAEUSERN	143.0	T	6.5	380	P	0	60
ROTTENSCHWIL	144.0	OP	7.0	382	P	0	10
SCHLEINIKON	152.0	P	4.5	634	P	0	20
RUESCHLIKON	153.0	DP	5.0	540	SE	20	12
AQUAROSSA	154.0	P	7.0	510	P	0	20
MUEHLAU	156.0	P	7.0	395	P	0	6
GOCKHAUSEN	157.0	P	7.0	605	SE	60	20
TURBENTHAL	158.0	D	7.0	554	P	0	20
TURBENTHAL	159.0	D	7.0	565	E	50	30
SALAND	160.0	P	7.0	590	P	0	20
KOLLBRUNN	161.0	P	7.0	540	SE	50	100
THAYNGEN	163.0	P	7.0	430	SE	150	12
YVONNAND	164.0	P	7.0	432	P	0	10
G. DE L'AREUSE	165.0	D	7.0	610	P	0	32
CHAMPS DU MOULIN	166.0	P	7.0	626	P	0	15
CHAMPS DU MOULIN	167.0	D	7.5	630	P	0	40
CHARMEY	168.0	T	7.0	875	P	0	6
JAUN	169.0	D	7.0	948	P	0	10
CRESUZ	170.0	T	8.0	865	E	100	10
COL DES MOSSES	171.0	M	4.5	1550	NE	10	25
NOVILLE	172.0	T	7.0	374	P	0	50
NOVILLE	173.0	P	7.0	374	P	0	12
LES CROSETS	174.0	M	5.5	1720	P	0	8
LES CROSETS	175.0	M	4.5	1750	E	15	16
PLANACHAUX	176.0	M	4.5	1808	SW	10	4
LES DIABLERETS	177.0	M	4.5	2070	N	100	9
LES DIABLERETS	178.0	M	4.5	1860	P	0	9
SCHMERIKON	179.0	PT	6.5	409	P	0	15
SCHMERIKON	180.0	OP	7.0	409	P	0	25
ETZEL	181.0	O	6.0	1020	P	0	25
ETZEL	182.0	D	7.0	1015	P	0	6
ETZEL	183.0	M	4.5	1000	P	0	12
EINSIEDELN	185.0	M	5.0	920	P	0	6
BUCHENEGG	186.0	DH	5.0	790	NE	50	10
BUCHENEGG	187.0	DH	5.0	790	NE	10	6
BUCHENEGG	188.0	D	7.0	790	P	0	9
ANDELFINGEN	189.0	D	7.0	360	P	0	20
ANDELFINGEN	190.0	DP	7.0	360	P	0	100
ADLISWIL	191.0	P	7.0	449	SE	150	45

3.3.2 Vergleich der Standorte aufgrund der floristischen Zusammensetzung

Der ursprüngliche Datensatz bestand aus Vegetationsaufnahmen von 177 Standorten mit 450 Pflanzenarten. Weil Arten, die nur an wenigen oder einem Standort vorkommen, wenig zur Unterscheidung beitragen, aber auch um den Umfang des Datensatzes zu reduzieren, wurden Arten mit einer Stetigkeit < 4 weggelassen. Standorte, die in der Korrespondenzanalyse als 'extrem' erschienen (z.B. weil sie sehr wenige und zudem selten vorkommende Arten aufwiesen), wurden von der Analyse ausgeschlossen. Ebenso fielen einige Standorte weg aufgrund der Bedingung, dass die Stetigkeit ≥ 4 sein musste. Der letztlich zur Analyse verwendete Datensatz enthielt somit 163 Vegetationsaufnahmen mit total 210 Arten. Die nach dem ersten Faktor der Korrespondenzanalyse sortierte Tabelle der Vegetationsaufnahmen findet man in Abb. 1 im Anhang A.

Ein Streudiagramm der ersten beiden Faktoren der Korrespondenzanalyse (Abb. 3.2) zeigt nur die *Hypericum maculatum*-Standorte von den übrigen gut abgesetzt, die restlichen lassen aufgrund dieser beiden Faktoren (die nur ca. 9% der gesamten Varianz auf sich vereinigen) keine Gruppen erkennen. Beim Betrachten von Abb. 3.2 scheint es naheliegend, den ersten Faktor als 'Höhenvariable' zu interpretieren. Die *H. maculatum*-Standorte befinden sich vor allem in der hochmontanen und subalpinen Zone und unterscheiden sich somit floristisch deutlich von den übrigen Standorten der meist tieferen Lagen. Auch die sortierte Vegetationstabelle bestätigt den ersten Faktor als 'Höhenvariable', die Standorte wie die Arten sind ziemlich genau nach einem Höhengradienten geordnet. Ausser der Gruppe der *H. maculatum*-Standorte, die sich auch auf der Vegetationstabelle optisch recht gut abgrenzen lässt, sind keine weiteren Gruppen oder pflanzensoziologischen Einheiten mehr zu erkennen. Vielmehr sind alle Standorte, von den tiefen bis zu den mittleren Höhenlagen, durch Uebergänge verbunden. Eine klare Differenzierung der Standorte scheint auch aufgrund des floristischen Musters am Standort nicht möglich zu sein. Der Grund dafür liegt in der grossen oekologischen Amplitude dieser Taxa. Einen Grossteil dieser oekologischen Spanne können alle Taxa dieser Gruppe besiedeln, nur an den 'Enden', unter extremeren Standortbedingungen, verbleibt noch das besser angepasste Taxon, z.B. *H. tetrapterum* auf den feuchtesten, *H. perforatum* an den trockensten Standorten. Vorallem *H. perforatum* kann über eine grosse oekologische Spanne sehr unterschiedliche Standorte (kollin bis subalpin, feucht bis trocken) besiedeln. Ob morphologische Untergruppen dieser Sippe oekologisch abgegrenzten Standortgruppen entsprechen, kann im Rahmen dieser Arbeit nicht geprüft werden.

Im nächsten Schritt soll geprüft werden, ob die Standorte der untersuchten Sippen bestimmten Vegetationseinheiten (Syntaxa) zugeordnet werden können. Zu diesem Zweck wurden die Arten der Vegetationstabelle unter Verwendung der Faktoren der Korrespondenzanalyse in fünf disjunkte Gruppen gefasst (fünf, weil aufgrund der Datenstruktur fünf gute Cluster zu erwarten waren). Diesen Gruppen konnten jeweils wegen ihrer spezifischen, floristischen Zusammensetzung pflanzensoziologische Einheiten oder Teilbereiche mehrerer, ähnlicher Einheiten auf der Stufe der Ordnung / Verband zugeordnet werden. Die entsprechende Gruppierung der Standorte ist a priori durch das jeweilige *Hypericum* Taxon des Standortes gegeben. Standorte mit gleichzeitig mehreren *Hypericum*-Taxa wurden bei dieser Gruppierung ausgeschlossen.

In einem Streudiagramm der ersten beiden Faktoren (Abb. 3.3) sind die Gruppenmittelpunkte der Vegetationseinheiten (Ziffern) und diejenigen der Standortgruppen (Buchstaben) zusammen abgebildet. Daraus ist ersichtlich, dass die *H. maculatum*-Standorte in Vegetationseinheiten vor allem der Gebirgszone vorkommen (Ziffern 2 und 5), während die restlichen Taxa in Vegetationseinheiten tiefer liegender Zonen erscheinen (Ziffern 1, 3, 4). Die genannten Vegetationseinheiten werden in der folgenden Liste genauer beschrieben (s. auch Abb. 3.4).

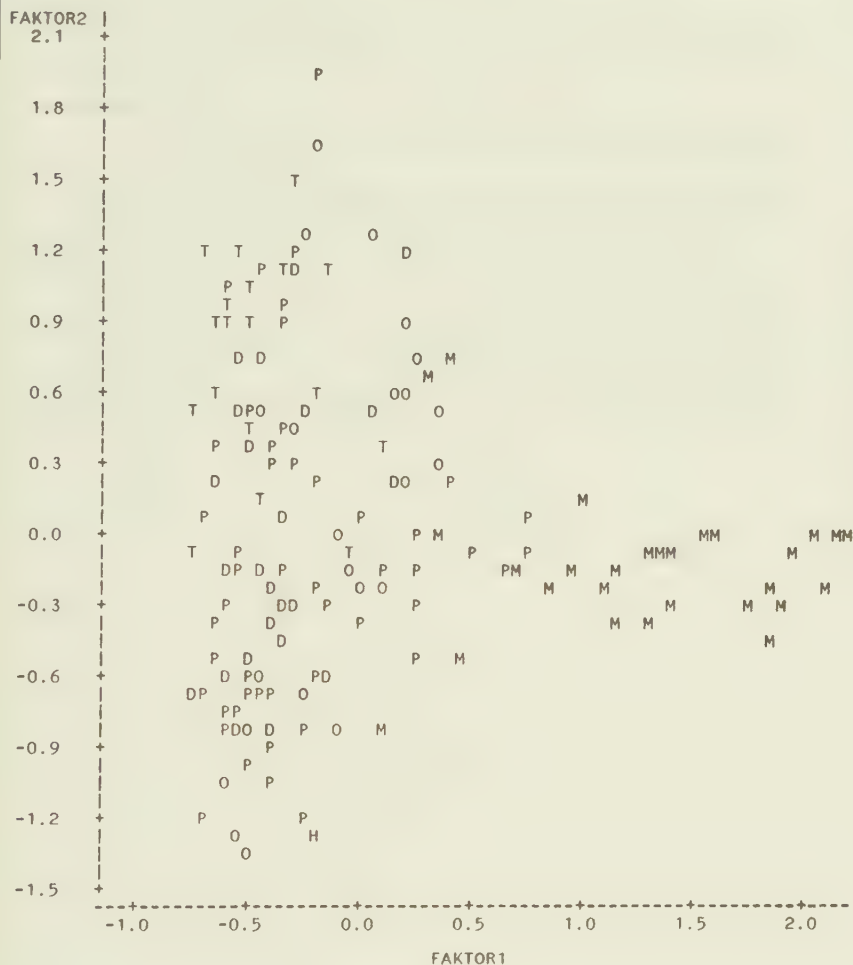


Abb. 3.2: Analyse der Vegetationstabelle. Streudiagramm der ersten beiden Faktoren der Korrespondenzanalyse. (D) = *H. x desetangii*, (H) = Hybriden, (M) = *H. maculatum* subsp. *maculatum*, (O) = *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum*, (P) = *H. perforatum*, (T) = *H. tetrapterum*.

- (1) = Arrhenatherion-Arten, ferner Arten aus dem Artemisietea und Epilobietea. Standorte im Grenzbereich zwischen Wirtschaftswiesen und Wegrändern, Wald-rändern, Lichtungen (gestörte Standorte).
- (2) = Arrhenetheretalia-Arten der höheren Lagen, vor allem Trisetion, aber auch aus dem Cynosurion und Vaccinio-Piceetea (saure Nadelwälder).
- (3) = Formation: Strauchgesellschaften, Waldmantelgesellschaften, Gebüsch, Hecken, Waldlichtungen. Vor allem Prunetalia, Fagetalia und Epilobietea-Arten.
- (4) = Molinietaalia (Feuchtwiesen), vor allem Molinion und Filipendulion, ferner Phragmitetea und Artemisietea-Arten.
- (5) = Poion alpinae (Alpen-Fettweiden), Nardetalia-Arten (Borstgras-Magerrasen), ferner Cynosurion (Fettweiden).

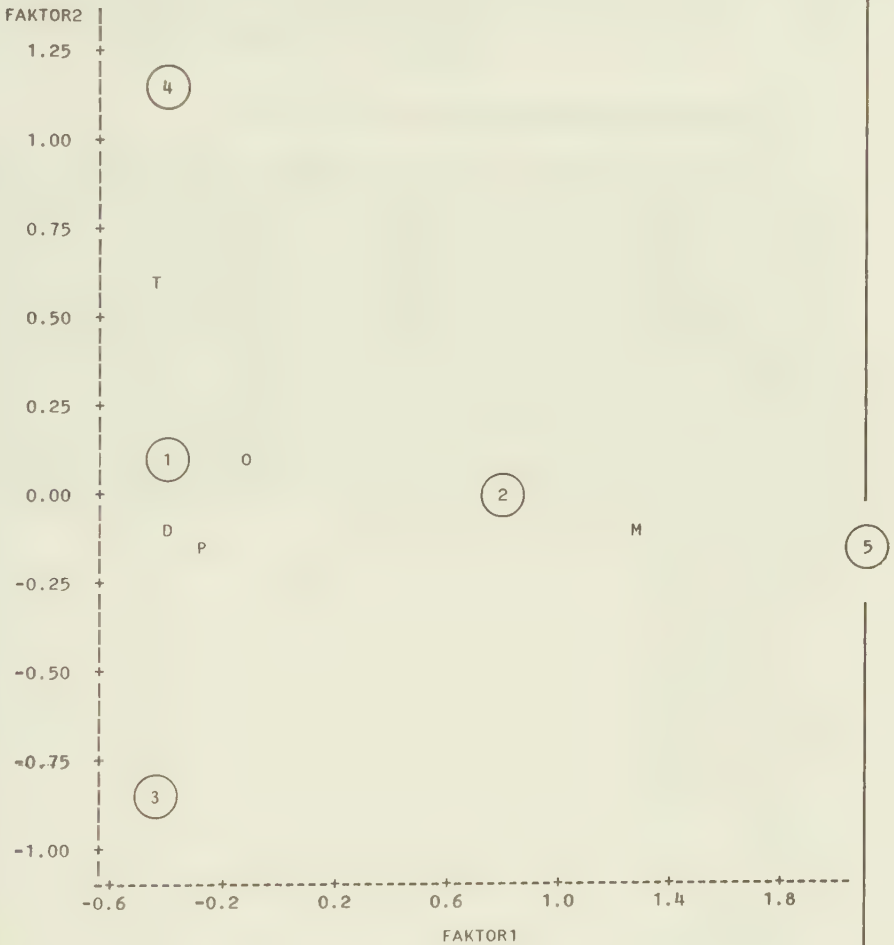


Abb. 3.3:

Analyse der floristischen Daten. Streudiagramm der ersten beiden Faktoren der Korrespondenzanalyse. Die Symbole stellen die Gruppenmittelpunkte der Vegetationseinheiten (Ziffern, s. Text) bzw. der Standortgruppen (Buchstaben) dar. (D) = *H. x desetangii*, (M) = *H. maculatum* subsp. *maculatum*, (O) = *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum*, (P) = *H. perforatum*, (T) = *H. tetrapterum*.

Hier zeigt sich, dass *H. tetrapterum* gegenüber den restlichen Taxa eindeutig feuchtere Standorte besiedelt, (T) befindet sich in der Nähe der Ziffer (4), die für Molinietalia-Arten steht (Abb. 3.3). *H. perforatum*, *H. desetangii* und *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* befinden sich nahe beieinander ungefähr in der Mitte der Linie 3-1-4 (Prunetalia--Molinietalia), was besagt, dass sie sich

untereinander bezüglich ihrer ökologischen Ansprüche nicht so stark unterscheiden wie von den übrigen. Sie zeigen alle eine grosse ökologische Amplitude (s. Abb. 3.3) in der Richtung von Faktor 2, daher liegen ihre Mittelpunkte relativ nahe beieinander. Damit wird auch eine Interpretation des zweiten Faktors der Korrespondenzanalyse möglich: er entspricht einer 'Feuchte-Variablen' wobei (3)=trocken (*Prunetalia*) und (4)=nass (*Molinietalia*) bedeutet.

3.3.3 Vergleich der Standorte bezüglich der Zeigerwerte

Eine weitere Möglichkeit, die Standorte ökologisch zu beschreiben, stellen die Zeigerwerte dar. Die Zeigerwerte von Ellenberg (Ellenberg, 1979) bewerten das ökologische Verhalten der Arten in einer 9-teiligen Skala bezüglich der sechs Faktoren Licht, Temperatur, Kontinentalität, Feuchte, Reaktion des Bodens und Stickstoff. Für jeden untersuchten Standort wurde ein Mittelwert von jedem der sechs Faktoren berechnet (ohne Gewichtung, nur aufgrund von Vorhandensein der Arten). Wird nun über den Datensatz mit den Standorten aller *Hypericum*-Taxa eine kanonische Diskriminanzanalyse gemacht, so zeigt sich, dass die Temperaturzahl die grösste, die Feuchtezahl die zweitgrösste diskriminierende Wirkung hat. Dies kann damit erklärt werden, dass *H. maculatum* auf Standorten der hochmontanen bis subalpinen Stufe vorkommt, also höher als die restlichen Taxa. Die Temperaturzahl entspricht hier also einem Höhengradienten. Wiederholt man dieselbe Analyse ohne die *H. maculatum*- Standorte, so zeigt die Feuchtezahl den grössten F-Wert, gefolgt von der Reaktionszahl. Ausser der Variablen Lichtzahl zeigen alle restlichen Zeigermittelwerte keine signifikanten Unterschiede zwischen den Gruppen. Unter Verwendung der Zeigerwerte können also die Standorte der tieferen Lagen am besten mit den Merkmalen Feuchte und Reaktion getrennt werden (Abb. 3.5 und 3.6).

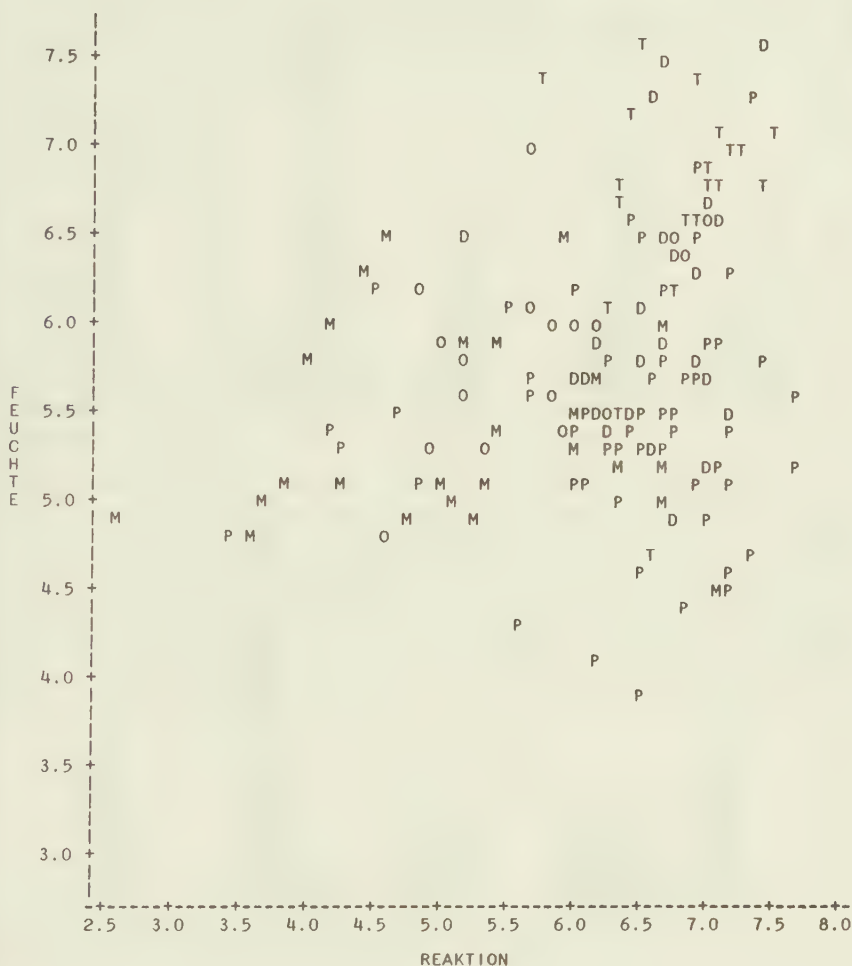


Abb. 3.5:

Analyse der Zeigermittelwerte der Standorte. (Zeigerwerte nach der Skala von Ellenberg, 1979). Streudiagramm der Variablen 'Feuchte' und 'REAKTION'. (D) = *H. x desetangii*, (M) = *H. maculatum* subsp. *maculatum*, (O) = *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum*, (P) = *H. perforatum*, (T) = *H. tetrapterum*.

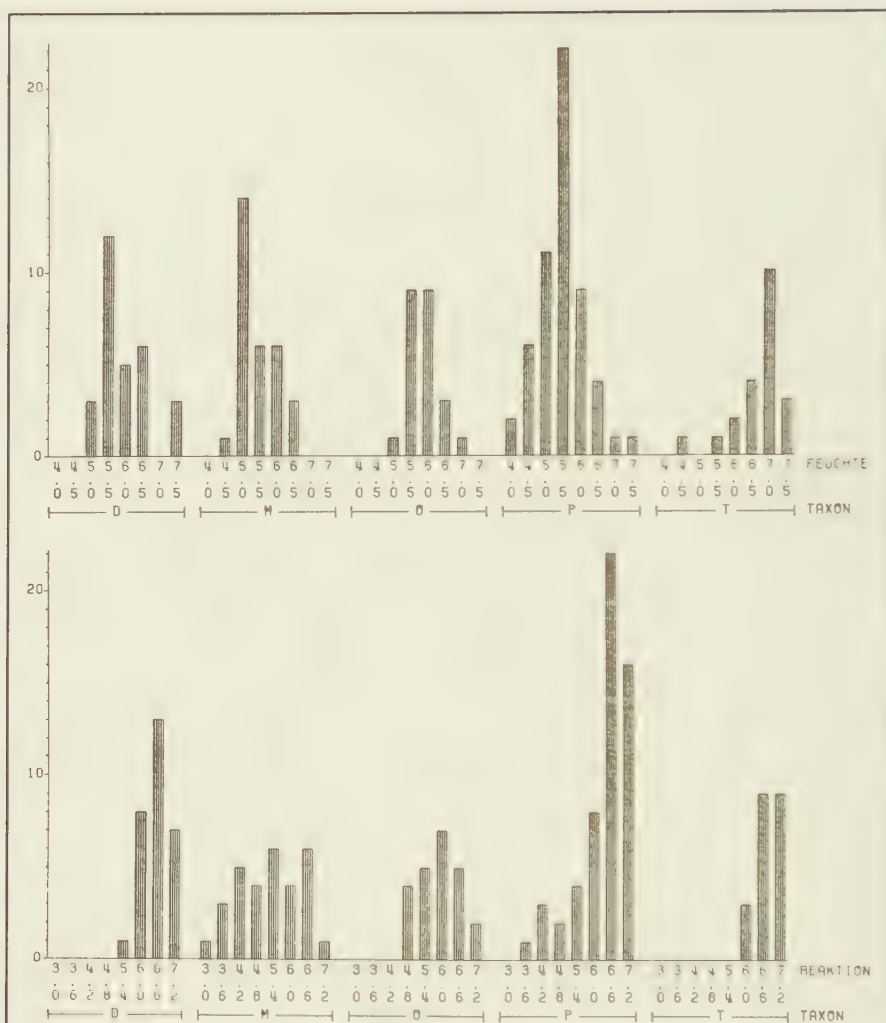


Abb. 3.6:

Analyse der Zeigermittelwerte der Standorte. Histogramme der Zeigermittelwerte der Faktoren 'Feuchte' und 'Reaktion'. Für TAXON gilt: (D) = *H. x desetangsii*, (M) = *H. maculatum* subsp. *maculatum*, (O) = *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum*, (P) = *H. perforatum*, (T) = *H. tetrapterum*.

3.3.4 Vergleich der Standorte bezüglich der abiotischen Faktoren

Am Standort wurden die vier abiotischen Standortsfaktoren Höhe über Meer, pH-Wert des Bodens, Neigung und Exposition erhoben. Für die statistische Auswertung wurden die Variablen Neigung und Exposition nach folgendem Schema codiert:

0% < Neigung <=	2%	=> 0
2% < Neigung <=	10%	=> 1
10% < Neigung <=	50%	=> 2
50% < Neigung <=		=> 3
Exposition	N	=> 0
Exposition	NE	=> 1
Exposition	NW	=> 2
Exposition	E	=> 3
Exposition	planar	=> 4
Exposition	W	=> 5
Exposition	SE	=> 6
Exposition	SW	=> 7
Exposition	S	=> 8

Eine univariate Varianzanalyse über diese 4 Variablen mit den fünf Gruppen (D), (M), (O), (P) und (T) zeigt, dass die Variable 'Exposition' keine signifikante Gruppenunterschiede aufweist, ihr F-Wert ist so niedrig, dass sie als zufällig verteilt betrachtet werden kann. Den grössten F-Wert hat wiederum die Variable 'Höhe', gefolgt von 'pH' und 'Neigung'. Multivariat sind die Gruppen gut getrennt. Wird dieselbe Analyse ohne die *H. maculatum*-Standorte wiederholt, so resultiert der höchste F-Wert für die Variablen 'pH', gefolgt von 'Höhe' (s. Abb.3.7). Die Variable Neigung ist auf dem 1%-Niveau nicht mehr signifikant. Daraus folgt, dass zur Beschreibung der Standorte die Variablen 'Höhe' und 'pH' den grössten, 'Neigung' einen geringeren und 'Exposition' praktisch keinen Beitrag leisten.

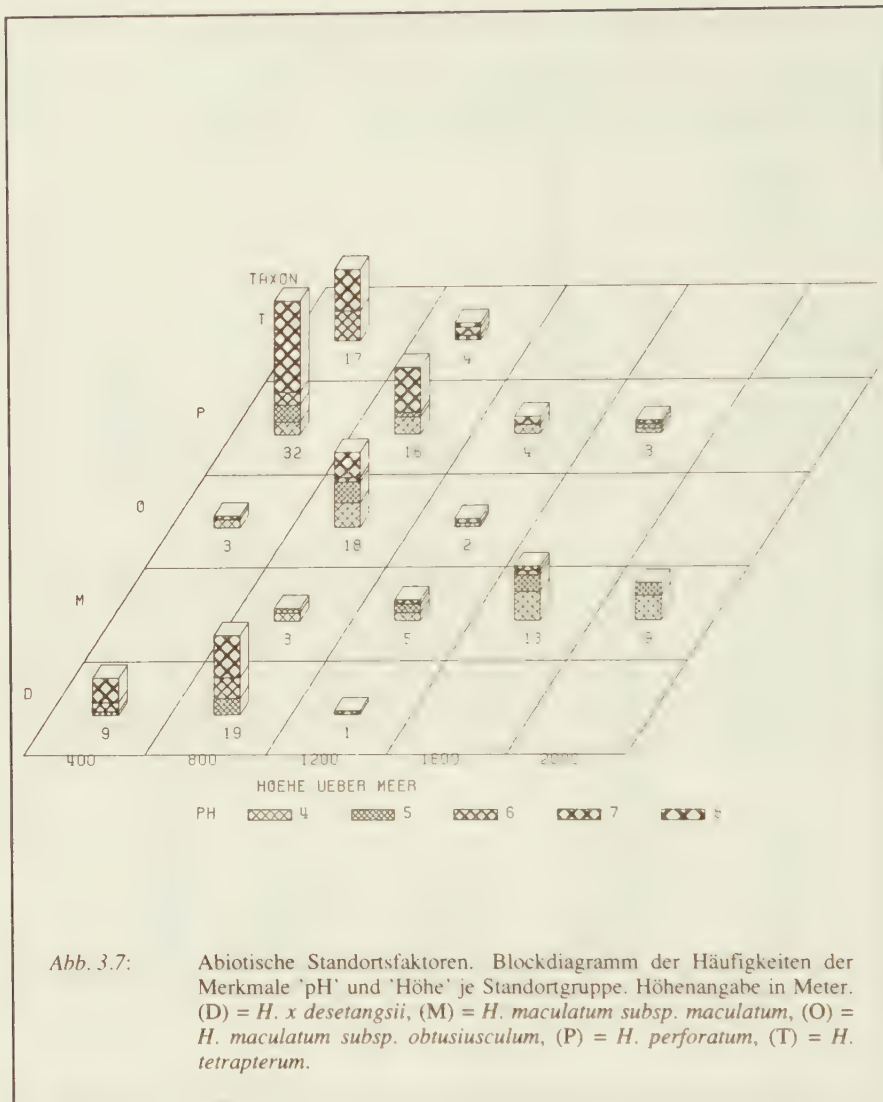


Abb. 3.7: Abiotische Standortsfaktoren. Blockdiagramm der Häufigkeiten der Merkmale 'pH' und 'Höhe' je Standortgruppe. Höhenangabe in Meter. (D) = *H. x desetangii*, (M) = *H. maculatum subsp. maculatum*, (O) = *H. maculatum subsp. obtusiusculum*, (P) = *H. perforatum*, (T) = *H. tetrapterum*.

3.3.5 Beziehungen zwischen biotischen und abiotischen Standortsfaktoren

Wie in den beiden vorangehenden Abschnitten gezeigt wurde, lassen sich die untersuchten *Hypericum*-Standorte aufgrund ihrer floristischen Zusammensetzung, der abiotischen Standortsfaktoren oder der Zeigermittelwerte des Standortes mehr oder weniger gut beschreiben. Es stellt sich daher die Frage nach den Beziehungen dieser Faktoren untereinander. Zu diesem Zweck kann die kanonische Korrelation berechnet werden (s. z.B. SAS User's Guide: Statistics, 1982). Aufgrund der Korrelationen dieser kanonischen Variablen zu den ursprünglichen Variablen und den Koeffizienten, kann beurteilt werden, ob bestimmte Variablen aus zwei verschiedenen Variablen-Sets korreliert sind.

Aus dem Vergleich der Zeigermittelwerte mit den abiotischen Standortsfaktoren resultiert eine hohe negative Korrelation zwischen den Variablen 'Höhe' und 'T' (Temperaturzahl), also abnehmender T-Wert bei zunehmender Höhe. Ebenso sind, wie auch erwartet, die Variablen 'pH' und 'R' (Reaktionszahl) gut korreliert (s. Abb. 3.8). Vergleicht man die Zeigermittelwerte mit den aus der Vegetationstabelle errechneten Faktoren der Korrespondenzanalyse, so zeigt sich, dass der zweite Faktor gut mit 'F' (Feuchtezahl) korreliert ist (er entspricht +- einer 'Feuchtevariablen') während der erste Faktor als 'Höhenvariable' betrachtet werden muss (s. Abb. 3.11). Auch der Vergleich der genannten Faktoren der Vegetationstabelle mit den abiotischen Standortsfaktoren bestätigt den ersten Faktor als 'Höhenvariable', dies sogar unabhängig davon, ob die *H. maculatum*-Standorte (v.a. subalpin) mit einbezogen werden oder nicht.

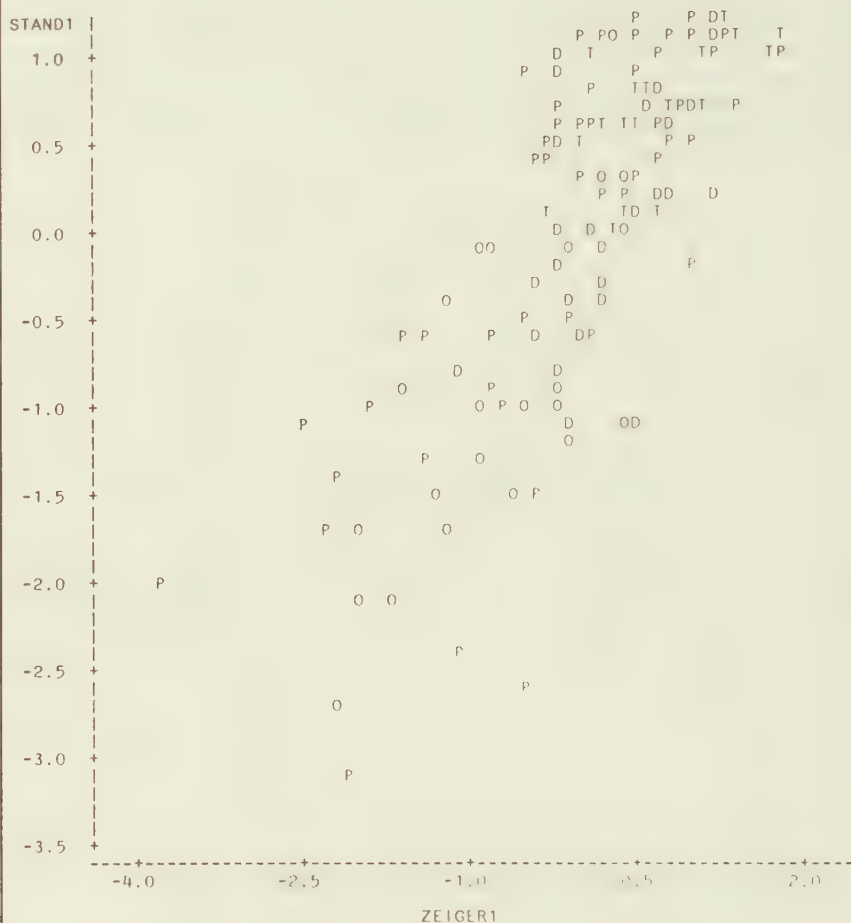


Abb. 3.8: Beziehungen zwischen biotischen und abiotischen Standortsfaktoren. Streudiagramm der ersten kanonischen Variablen (ohne *H. maculatum*-Standorte). Stand1 = erste kanonische Variable der abiotischen Standortvariablen, Zeiger1 = erste kanonische Variable der Zeigermittelwerte. (D) = *H. x desetangii*, (O) = *H. maculatum subsp. obtusiusculum*, (P) = *H. perforatum*, (T) = *H. tetrapterum*.

3.4 Beziehungen zwischen den oekologischen und morphologischen Merkmalen

Interessant in diesem Zusammenhang ist der Aspekt der phänotypischen Variabilität bestimmter morphologischer Merkmale in Abhängigkeit von Standortsfaktoren. Für die systematische Stellung einer Sippe, aber auch für das Bestimmen der Pflanzen mittels Schlüssel ist es wichtig zu wissen, welche Merkmale als konstant und welche als variabel (bezüglich oekologischer Gradienten) zu betrachten sind.

Untersucht man die Beziehungen zwischen den morphologischen und oekologischen Merkmalen, so zeigt die kanonische Korrelation, dass die Variablen 'Sprosslänge' (M5) und 'Anzahl Verzweigungen 1. Ord. mit Blüten' (M1, vgl. Tab. 2.1) negativ korreliert sind mit der Variablen 'Höhe' des Standorts. Ob diese Erscheinung der Sprosslängen-Höhen-Korrelation nur von den *H. maculatum*-Standorten (v. a. subalpin, Art kleinwüchsiger als die übrigen Taxa) verursacht wird, kann durch Wiederholen der Analyse ohne diese Standorte geprüft werden. Das Resultat bestätigt das Vorliegen einer solchen Korrelation, sie wird ohne die *H. maculatum*-Standorte sogar noch verstärkt. Weiter sind mit der 'Höhe' noch die Merkmale 'Leisten oben' (M7) und 'Blatt netzadrig' (N19) gut korreliert. Dies sind Merkmale, die *H. maculatum subsp. obtusiusculum* von *H. x desetangsii* und *H. tetrapterum* unterscheiden und weisen auf die Hauptverbreitung dieses Taxon in der montanen Stufe hin.

Das Standortsmerkmal 'pH' zeigt die höchste Korrelation mit der Variablen 'helle Drüsen' (N18), gefolgt von 'Blattbreite' (M11). Auch dies bestätigt wieder die Wichtigkeit des Säurewertes als Standortsmerkmal, denn diejenigen Taxa, deren Blätter viele helle Drüsen aufweisen (v. a. *H. x desetangsii*) und diejenigen, die breite Blätter haben (v. a. *H. tetrapterum*) tendieren auf schwach saure bis neutrale und basische Böden, während *H. maculatum subsp. obtusiusculum* mit wenigen hellen Blattdrüsen auch auf sauren Böden erscheint.

Vergleicht man die von der Vegetationstabelle stammenden Faktoren der Korrespondenzanalyse mit den morphologischen Merkmalen, so resultiert daselbe wie beim Vergleich mit den abiotischen Standortsfaktoren. Der erste Faktor, der als 'Höhenvariable' betrachtet werden kann, korreliert wie die Variable 'Höhe' mit 'Sprosslänge'. Der zweite Faktor, der als 'Feuchtevariable' gelten kann, zeigt eine mässige Korrelation mit den Merkmalen der Blattform (M10, M11) und 'Kelchblattbreite'. Dies ist ein Hinweis auf die (hier nicht quantifizierte) Variabilität dieser taxonomisch wichtigen morphologischen Merkmale.

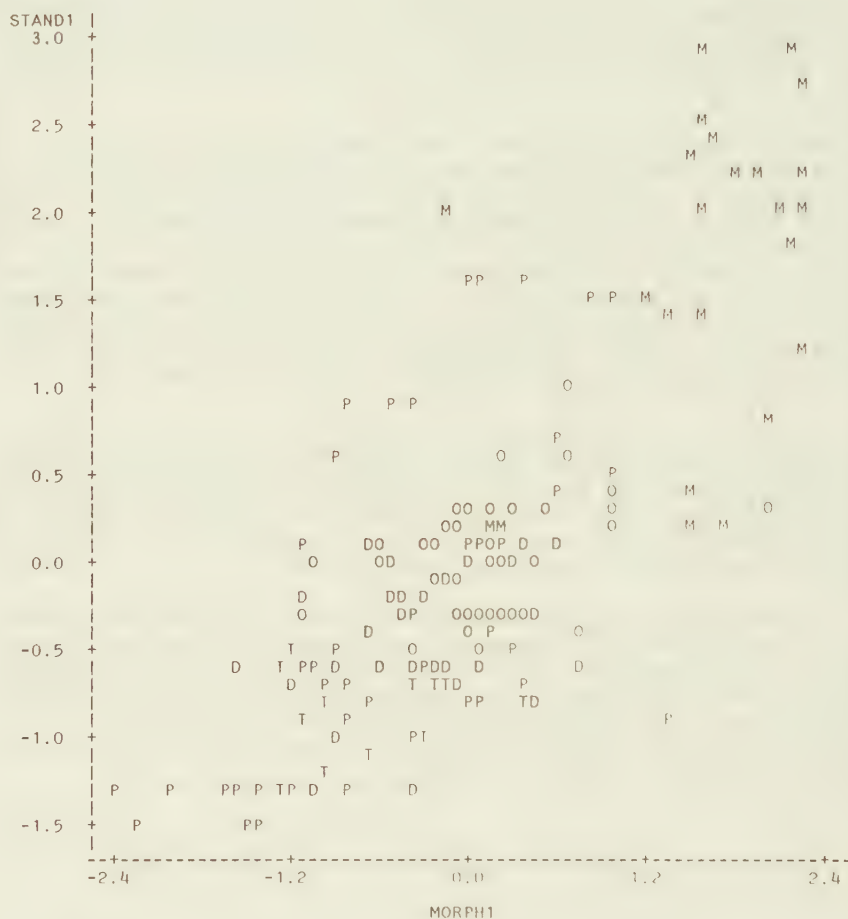


Abb. 3.9: Beziehungen zwischen ökologischen und morphologischen Merkmalen. Streudiagramm der ersten kanonischen Variablen. Stand1 = erste kanonische Variable der abiotischen Standortvariablen, Morph1 = erste kanonische Variable der morphologischen Merkmale (nur intervallskalierte Variablen). (D) = *H. x desetangsii*, (M) = *H. maculatum subsp. maculatum*, (O) = *H. maculatum subsp. obtusiusculum*, (P) = *H. perforatum*, (T) = *H. tetrapterum*.

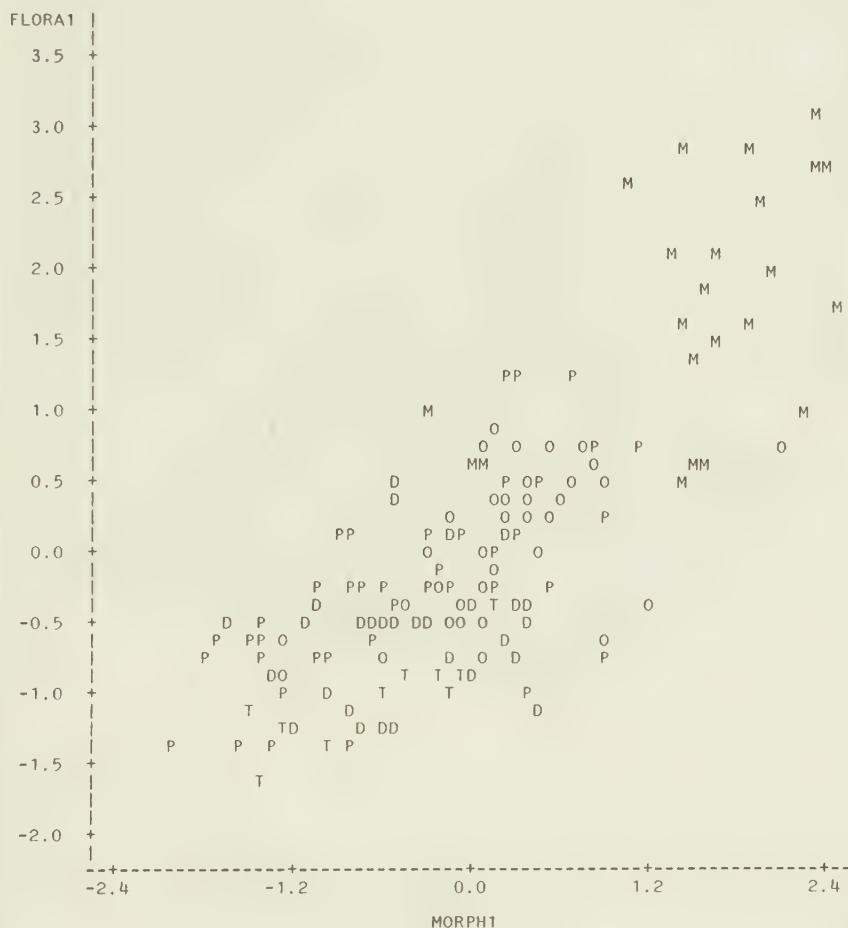


Abb. 3.10:

Beziehungen zwischen floristischen und morphologischen Merkmalen. Streudiagramm der ersten kanonischen Variablen. FLORA1 = erste kanonische Variable der floristischen Standortvariablen (hier Faktoren der Korrespondenzanalyse). MORPH1 = erste kanonische Variable der morphologischen Merkmale (nur intervallskalierte Variablen). (D) = *H. x desetangii*, (M) = *H. maculatum* subsp. *maculatum*, (O) = *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum*, (P) = *H. perforatum*, (T) = *H. tetrapterum*.

3.5 Diskussion

Die Gruppierung der Standorte der untersuchten *Hypericum*-Taxa aufgrund der oekologischen Faktoren gelingt nicht mit der Genauigkeit, wie sie mit den morphologischen Merkmalen erreicht wurde. Einzig die *H. maculatum*-Gruppe lässt sich oekologisch gut von den übrigen abgrenzen. Der Grund dafür ist der, dass diese Art, im Gegensatz zu den übrigen Taxa, die Hauptverbreitung in der hochmontanen und subalpinen Stufe hat. Die vier Taxa (D), (O), (P) und (T) in der kollinen und montanen Stufe können oekologisch nicht scharf getrennt werden, da jede Sippe ein breites oekologisches Spektrum besiedeln kann (s. Abb. 3.3 und 3.11). Nur die 'extremen' Standorte sind sicher getrennt: *H. perforatum* an den trockenen, *H. tetrapterum* an den feuchten Standorten. Die Standorte von *H. x desetangii* sind tendenziell in tieferen Lagen auf eher schwach sauren bis neutralen Böden, diejenigen von *H. maculatum subsp. obtusiusculum* vor allem in der montanen Stufe und auf saureren Böden. Viele der untersuchten Standorte sind 'mittlere' Standorte, die von den Sippen (P), (D) oder (O) besiedelt werden können. Man kann festhalten, dass die oekologischen Daten keine sicheren Kriterien zur Unterscheidung der 'schwierigen' Sippen *H. x desetangii* und *H. maculatum subsp. obtusiusculum* liefern. Im weiteren konnte in dieser Arbeit nicht untersucht werden, ob bei den *H. perforatum*-Standorten, die die grösste oekologische Amplitude aufweisen, oekologische Gruppen bestehen, die mögliche 'morphologische Gruppen' stützen würden.

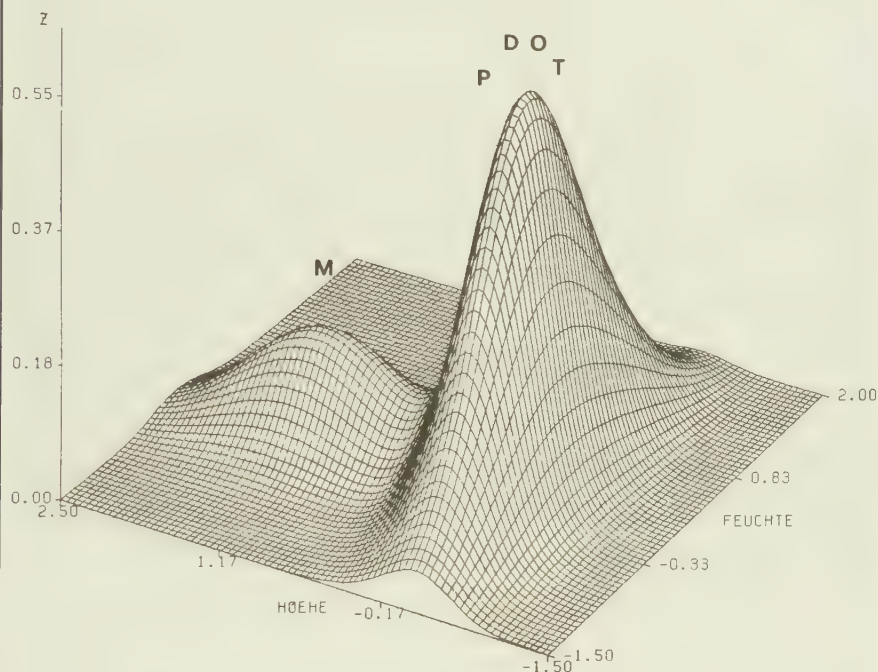


Abb. 3.11:

Auswertung der floristischen Daten. Zweidimensionale Normalverteilungsdichtefunktionen der fünf untersuchten Sippen. Parameter sind Mittelwert, Standardabweichung und Korrelation der ersten beiden Faktoren der Korrespondenzanalyse. Der erste Faktor wird als 'Höhenvariable', der zweite Faktor als 'Feuchtevariable' interpretiert. Die *Hypericum maculatum subsp. maculatum*-Standorte haben bezüglich der 'Höhe' eine grössere, bezüglich der Feuchtigkeit eine geringere Toleranz als umgekehrt die Standorte (D), (O), (P) und (T), die bezüglich 'Feuchtigkeit' sehr variabel sind, gegenüber 'Höhe' aber eine geringere Toleranz haben. (D), (O), (P) und (T) überlappen in dieser Darstellung in einem breiten 'Peak'. (D) = *Hypericum x desetangsii*, (M) = *Hypericum maculatum subsp. maculatum*, (O) = *Hypericum maculatum subsp. obtusiusculum*, (P) = *Hypericum perforatum*, (T) = *Hypericum tetrapterum*.

Kapitel IV

FORTPFLANZUNG

4.1 Frühere Arbeiten

In den Jahren zwischen 1920 und 1940 wurden von verschiedenen Autoren Untersuchungen über Kreuzungen zwischen Arten der Gattung *Hypericum* veröffentlicht. Farenholtz (1927) kreuzte verschiedene Sippen von *H. perforatum*, Noack (1934) untersuchte Bastarde zwischen *H. tetrapterum* und *H. montanum*, Herbst (1935) kreuzte die Arten *H. tetrapterum*, *H. montanum*, *H. perforatum*, *H. maculatum* und weitere. Das Ziel aller dieser Kreuzungsversuche war die Erforschung der Vererbung der Buntblättrigkeit, wie sie bei solchen Bastarden häufig auftritt. Dabei war auffallend, dass bei Kreuzungen zwischen verschiedenen *Hypericum perforatum*-Sippen, aber auch wenn *H. perforatum* mit Pollen von *H. tetrapterum* bestäubt wurde, die Nachkommen stets exakt der Mutterpflanze glichen und auch bei der F₂-Generation keine Aufspaltung erfolgte (Farenholtz, 1927). Infolgedessen bezweifelte Farenholtz die Bastardnatur der Nachkommen. Noack (1939) konnte zeigen, dass *H. perforatum* partiell apomiktisch ist, und dass dieses Verhalten möglicherweise ein artspezifisches Merkmal darstellt. Er hatte die beiden Unterarten *H. maculatum subsp. maculatum* (diploid, $2n=16$) und *H. maculatum subsp. obtusiusculum* (tetraploid, $2n=32$) nicht unterschieden, da er die Sippen unter dem Namen *H. quadrangulum* verwendete. Wegen der bekannten Chromosomenzahl ist es aber eindeutig, dass Noack *H. maculatum subsp. maculatum* benutzt hatte. Pugsley (1940) erhielt aus der Kreuzung *H. maculatum subsp. obtusiusculum* x *H. perforatum* Nachkommen, die *H. a. desertansii* ähnlich waren, und folgerte daraus die Hybridnatur dieser Art.

4.2 Apomixis

Der Begriff Apomixis (bei Angiospermen) wird nach der Definition von Nogler (1984) verwendet und bedeutet asexuelle Reproduktion durch Samen (Gegensatz: Amphimixis). Noack (1939) konnte in seiner gut dokumentierten Arbeit den komplizierten cytologischen und embryologischen Sachverhalt bei *H. perforatum* aufklären und das vermutete apomiktische Verhalten dieser Art belegen. Als Versuchspflanzen diente ihm drei morphologisch unterschiedliche *H. perforatum* Rassen verschiedener Herkunft. Nachfolgend eine Zusammenfassung der Resultate von Noack:

- *H. perforatum* ist mit $2n=32$ tetraploid, der Pollen wird reduziert (Unregelmäßigkeiten in der Meiose bedingen teilweise Sterilität des Pollens).
- Etwa 3% der Eizellen sind normal reduziert und funktionstüchtig (Apomeiosegrad 97%). Sie können bei Befruchtung mit Pollen von andern, diploiden Arten, triploide, intermediäre Hybriden bilden (BII-Hybriden).
- Die unreduzierten Eizellen entwickeln sich parthenogenetisch weiter (Apomikten) oder sie werden befruchtet (BIII-Hybriden). Das Verhältnis der Anzahl Apomikten zur Anzahl der BIII-Hybriden (Pseudogamiegrad) ist u. a. abhängig vom Pollen (Art des männlichen Elters).
- Ohne Bestäubung erfolgt kein Samenansatz (Pseudogamie).

- Die pentaploiden (BIII) Hybriden z.B. zwischen *H. perforatum* und *H. maculatum* sind von der Mutterpflanze nicht, oder kaum zu unterscheiden (quantitative Ueberlegenheit der *H. perforatum* -Genome).

Ein Ziel der vorliegenden Arbeit war das Ueberprüfen und weitere Erforschen des Fortpflanzungsverhaltens (Verhältnis der Anzahlen apomiktischer/sexueller Nachkommen) verschiedener Sippen von *H. perforatum* unter verschiedenen oekologischen Bedingungen (z.B. an Wildstandorten). Konkret wäre zu prüfen gewesen, ob der von Noack an drei Rassen und unter Kulturbedingungen gefundene Apomeiosegrad von 97% auch bei den in dieser Arbeit untersuchten Sippen (an Wildstandorten) gefunden wird und weiter, ob der gefundene Wert konstant oder variabel ist. Verschiedene Arbeiten zeigen, dass Umwelteinflüsse den Grad der Apomixis verändern können. Sparvoli (1960) zeigte an *Eupatorium riparium*, dass der Apomeiosegrad durch unterschiedliche Kultivationsbedingungen beeinflusst werden kann. Saran und deWet (1976) fanden, dass bei einem partiell apomiktischen Hybriden von *Dichanthium intermedium* die Bildung aposporer Samenanlagen bei gewissen Tageslängen völlig unterbleibt. Demzufolge ist die Vermutung, dass bei *H. perforatum* eine Variabilität des Grades der Apomixis in Abhängigkeit von Standortsfaktoren oder generell zwischen verschiedenen Sippen besteht, berechtigt. Der Nachweis eines solchen Verhaltens würde den Aspekt der Evolution bei apomiktischen Sippen dynamischer als bisher angenommen erscheinen lassen. Um die Apomixisproblematik zu untersuchen, wurde von den meisten Standorten (s. Kap. 3) Blüten und Fruchtknoten unterschiedlichen Alters (zwischen 1 und 10 Tagen nach Bestäubung) gesammelt und fixiert (Aethanol 96% / Eisessig = 3/1). Die vermutlich einfachste Möglichkeit, um festzustellen, ob die Nachkommen sexuellen oder apomiktischen Ursprungs sind, besteht im Bestimmen der Chromosomenzahl des Endosperms. Das Endosperm apomiktischer Embryos enthält 80 (32+32+16) oder 72 (32+32+8) Chromosomen, je nachdem, ob der Pollen von einem tetraploiden oder diploiden Elter stammt, die Chromosomenzahl des Endosperms sexueller Nachkommen ist 48 (16+16+16) oder 40 (16+16+8). Aufgrund der somatischen Chromosomenzahlen können die Apomikten nicht von den sexuellen Nachkommen unterschieden werden, in beiden Fällen beträgt sie 32, (16+16) bei den Sexuellen, bei den Apomikten bleibt sie unverändert, da die Reduktionsteilung ausgeblieben ist. Noack machte seine Untersuchungen an Endosperm-Schnittpräparaten, doch machte er in seinen Publikationen keine weiteren Angaben zur Methode (z.B. Zeitpunkt der Fixierung der Fruchtknoten). Wegen methodischer Schwierigkeiten konnten nicht genügend Platten der Endosperm-Mitose in ausreichender Qualität gewonnen werden, sodass die Frage nach der Variabilität des Apomeiosegrades in dieser Arbeit unbeantwortet bleibt. Weder Quetschpräparate von jungen Samenanlagen (Schwierigkeiten beim lokalisieren der Endospermzellen) noch Gefrierschnitte oder Mikrotomschnitte (Paraplast) führten zum Erfolg. Die grösste Schwierigkeit bestand darin, die Samenanlagen im richtigen Zeitpunkt (Endosperm nukleär) zu fixieren. Die Zeitspanne zwischen Bestäubung und Fixierung ist auch witterungsabhängig, sie bewegt sich nach meinen Erfahrungen zwischen 4 und 7 Tagen.

4.3 Kreuzungen

Kreuzungen zwischen Arten der Gattung *Hypericum* wurden von Farenholtz (1927), Correns (1931), Herbst (1935), Noack (1930-1941) und Pugsley (1940) ausgeführt. Das Schema in Abb. 4.2 gibt einen Ueberblick über die bis anhin ausgeführten, aus der Literatur bekannten Kreuzungen (s. auch Robson, 1981).

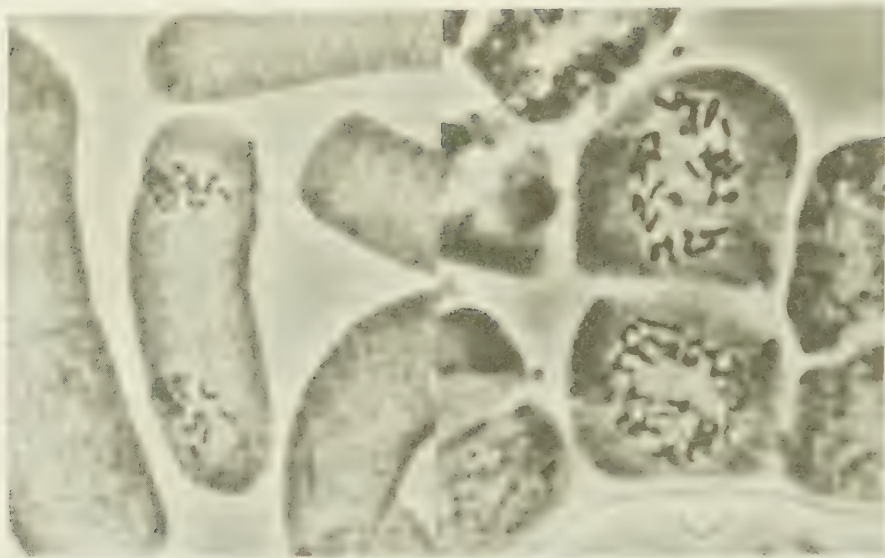


Abb. 4,1: Mitose von Wurzelspitzen bei *H. perforatum*. : Metaphase. Vergr. 1200x.

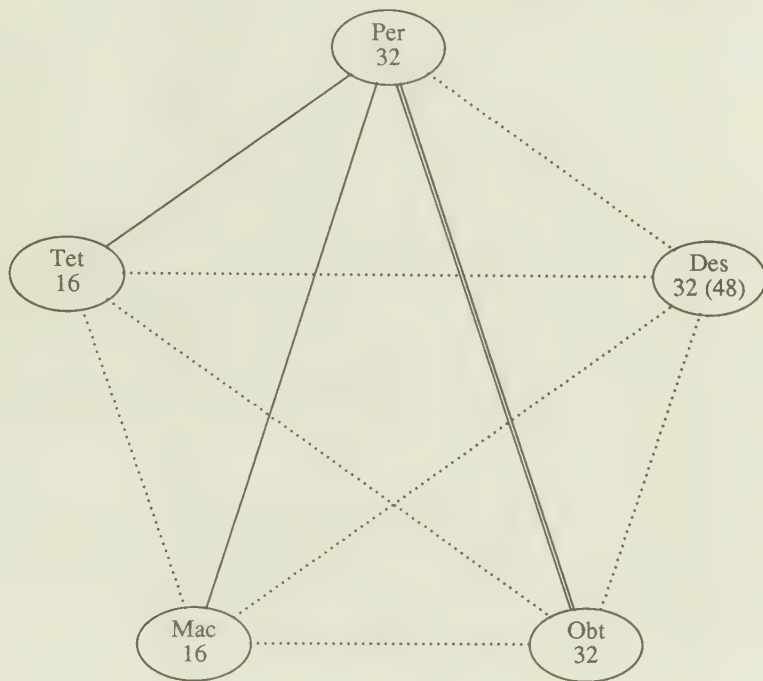


Abb. 4.2: Zusammenfassung der Resultate der Kreuzungen von verschiedenen Autoren. Farenholtz (1927), Noack (1930-41), Herbst (1935), Pugsley (1940). Arten, zwischen denen Kreuzungen gemacht wurden : doppelte Linie = voll fertil, einfache Linie = reduziert fertil, punktierte Linie = Kreuzung nicht gemacht. Chromosomenzahl ($2n$) unterhalb Artnamen. Des = *H. x desetangsii*, Mac = *H. maculatum subsp. maculatum*, Obt = *H. maculatum subsp. obtusiusculum*, Per = *H. perforatum*, Tet = *H. tetrapterum*.

4.3.1 Methoden

Für alle Kreuzungen wurden von den jeweiligen Arten verschiedene Sippen (Rassen) verschiedener Herkunft verwendet. Im Frühjahr 1983 wurden Samen der fünf untersuchten Taxa im Versuchsgarten des Botanischen Gartens Zürich ausgesät. Die Pflanzen blühten im Sommer des nächstfolgenden Jahres (1984) und konnten dann zu Versuchszwecken eingesetzt werden. Die Kreuzungen wurden im Freiland durchgeführt. Nachfolgend die Liste der Versuchspflanzen und deren Herkunft. (V=Pflanze vom Wildstandort in den Versuchsgarten verpflanzt):

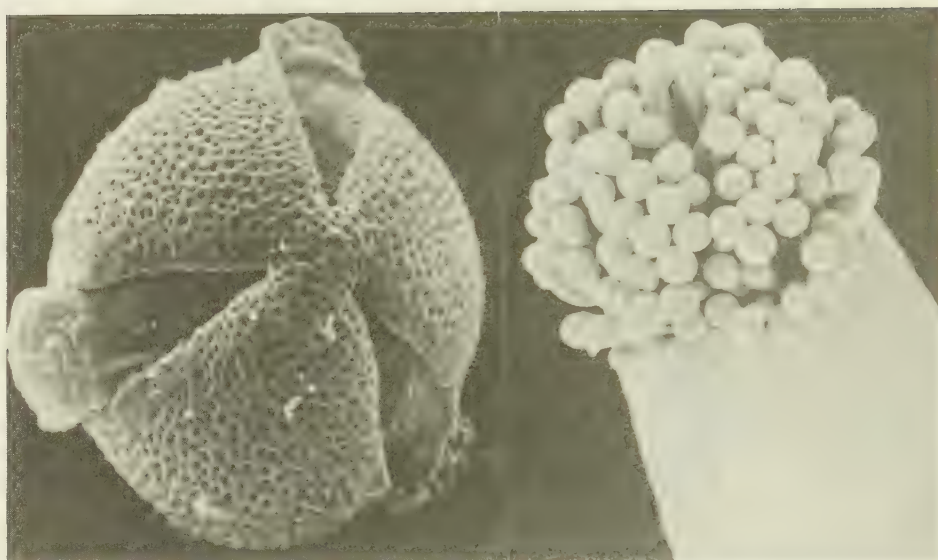
- *H. perforatum* Herkunft: Berlin, Izmir (Türkei), Vacratot (Ungarn), Helsinki (Fin). Pflanzen von verschiedenen Standorten der Schweiz (V).
- *H. x desetangii* Herkunft: Adliswil (V), Horgenberg (V), Bot. Garten.
- *H. maculatum subsp. maculatum* Herkunft: Joensuu (Fin), Ljubiana (Jug); Amden (V), Unterwasser (V).
- *H. maculatum subsp. obtusiusculum* Herkunft: Paris (F), Adliswil (V).
- *H. terapterum* Herkunft: Besançon (F), Rüti (V), Adliswil (V).

Alle für die Kreuzungen verwendeten Blüten mussten vor dem Bestäuben emaskuliert werden. Dies erfolgte am zweckmässigsten jeweils frühmorgens während oder kurz nach der Knospenöffnung (zwischen 05.15 Uhr und 06.00 Uhr (Sommerzeit), je nach Witterung). Die Knospe am Tag vor der Anthese zu emaskulieren erwies sich als umständliche und ineffiziente Methode (Blütenorgane werden z.T. verletzt). Während des Vorganges der Blütenöffnung und eine kurze Zeit danach (sehr variabel, witterungsabhängig, im Mittel ca. 30 Min.) sind die Pollensäcke noch geschlossen und können somit mit einer feinen Schere problemlos entfernt werden. Der Zustand der Pollensäcke kann mit der Handlupe gut kontrolliert und der Zeitpunkt des Oeffnens genau festgestellt werden. Kontrollversuche mit emaskulierten, aber nicht bestäubten Blüten zeigten, dass diese Methode genügend zuverlässig, und die Gefahr der Selbstbestäubung beim Entfernen der Staubblätter gering ist.

Um eine bestimmte Kreuzung durchzuführen, wurden an einem Teilblütenstand alle mit der Anthese beginnenden Blüten emaskuliert, die restlichen Knospen oder schon gebildeten Früchte weggeschnitten. Der auf diese Weise präparierte Teilblütenstand (meist ein Seitentrieb) wurde, um ihn vor unkontrollierter Fremdbestäubung zu schützen, mit einem gazebespannten Zylinder aus Drahtgeflecht abgedeckt (s. Abb. 4.3). Nachdem sich (bei den nichtbehandelten Pflanzen) die Pollensäcke geöffnet hatten, und auch die Blütenbesucher zahlreich und aktiv waren (zwischen 7 und 9 Uhr), wurde mit den Kreuzbestäubungen begonnen. Dazu wurden, mittels zuvor abgeflammter Pinzette, von ebenfalls abgedeckten Blüten der Pollenspenderpflanze einige Staubblätter entnommen. Diese wurden mit den geöffneten Pollensäcken voran einige Male auf die Narben der zu bestäubenden Blüten gedrückt, sodass die Narben dicht mit Pollen bedeckt waren (s. Abb. 4.4). Danach blieben die Blüten ca. zwei bis drei Wochen durch die Gazehaube abgedeckt. Bei Fruchtreife, kurz bevor die Kapseln aufsprangen, wurden die Früchte eingesammelt.



Abb. 4.3: Kreuzungsversuche. Präparierte Teilblütenstände, mit gazebespannten Zylindern geschützt.



5μ

50μ

Abb. 4.4: Pollen, Narben. Links: Pollen von *H. maculatum* subsp. *maculatum*. Rechts: Narbe von *H. perforatum*. REM-Aufnahmen.

4.3.2 Resultate

Zwischen allen, in der obigen Liste erwähnten Taxa wurden Kreuzbestäubungen durchgeführt (inkl. reziproke Kreuzungen). Die Ergebnisse sind in Abb. 4.5 und Abb. 4.6 dargestellt. Alle in den Versuch einbezogenen Taxa sind kreuzbar und setzen Samen an. Allerdings sind die Unterschiede des mittleren Samenansatzes beträchtlich (s. Abb. 4.5). Als Vergleich soll der mittlere Samenansatz von unbehandelten Blüten dienen. Es resultierten dabei die folgenden Werte (Mittel aus je 6 Fruchtknoten):

<i>H. perforatum</i>	:	73
<i>H. x desetangii</i>	:	106
<i>H. maculatum</i> subsp. <i>maculatum</i>	:	138
<i>H. maculatum</i> subsp. <i>obtusiusculum</i>	:	66
<i>H. tetrapterum</i>	:	97

Bei der Verteilung der Samenmittelwerte der Kreuzungen fällt auf, dass Arten, die mit Pollen von *H. maculatum* oder *H. tetrapterum* bestäubt worden waren, einen markant höheren mittleren Samenansatz erbrachten als die mit Pollen der restlichen Arten bestäubten. Eine mögliche Erklä-

rung dafür ist die unterschiedliche Pollenfertilität der verschiedenen Sippen. Die Beurteilung der Pollenqualität erfolgte aufgrund der Form des Pollens in Karminessigsäure. Waren die Pollenkörner rund, rot angefärbt, mit normaler Grösse (Durchmesser 21-29 μm), wurden sie als 'gut' eingestuft, andernfalls, wenn der Pollen eingedellt, oval und kleiner war, als 'schlecht'. Für die als Pollenspender benutzten Pflanzen resultierten folgende Zahlen (Anteil 'schlechter' Pollen in %):

<i>H. perforatum</i>	: 2%-30%
<i>H. x desetangsii</i>	: 50%-60%
<i>H. maculatum</i> subsp. <i>maculatum</i>	: 5%-25%
<i>H. maculatum</i> subsp. <i>obtusiusculum</i>	: 2%-10%
<i>H. terapterum</i>	: 2%

Für Kreuzungen mit Pollen von *H. x desetangsii* kann diese Begründung befriedigen, für diejenigen mit Pollen von *H. perforatum* und *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* kann sie es nicht. Vor allem die beiden Kreuzungen *H. maculatum* subsp. *maculatum* x *H. perforatum* und *H. terapterum* x *H. perforatum* mit einem mittleren Samenansatz von 4 bzw. 5 zeigen, dass noch andere Faktoren als Pollenfertilität wichtig sind. *H. maculatum* subsp. *maculatum* wie *H. terapterum* sind diploid ($2n=16$) und erbringen bei Befruchtung durch Pollen von tetraploiden Arten geringen Samenansatz. Die Kreuzungen, die 1984 geringen Samenansatz erbracht hatten, wurden 1985 zur Ueberprüfung wiederholt. Das Resultat blieb dasselbe. Herbst (1935), der diese beiden Kreuzungen auch durchgeführt hatte, stellte ebenfalls 'geringen' Samenansatz fest (keine Angabe von Zahlen). Allgemein kann festgestellt werden, dass Kreuzungen mit Pollen von diploiden Arten gut ansetzen.

Die Kreuzungen zwischen zwei gleichnamigen Arten (Abb. 4.5) sind Selbstbestäubungen, der Pollen stammt von derselben Blüte, die bestäubt wurde. Alle im Versuch verwendeten Sippen sind selbstkompatibel. Der mittlere Samenansatz der Selbstungen korrespondiert mit den mittleren Samenansätzen der Kreuzungen mit den übrigen Sippen, die mit demselben Pollen bestäubt wurden.

Blüten, die nicht bestäubt werden, bilden keine Samen aus. Kontrollversuche mit emaskulierten und abgedeckten Blüten an allen am Versuch beteiligten Sippen beweisen die Notwendigkeit der Bestäubung zur Samenbildung (sexuelle Fortpflanzung bzw. Pseudogamie bei den Apomikten). Einzig *H. x desetangsii* bildete bei 10 behandelten Blüten, 4 Samen aus. Dies wird als Versuchsfehler gewertet. Daraus folgt, dass bei den untersuchten Sippen sexuelle Fortpflanzung bzw. bei den Apomikten Pseudogamie vorliegt. (Tab. 4.1).

Tab. 4.1: Samenansatz ohne Bestäubung

Die apomiktische Sippe *H. perforatum* ist pseudogam, die übrigen Sippen zeigen normale sexuelle Fortpflanzung (Doppelbefruchtung).

Taxon	Fruchtknoten	Total Samen
<i>H. perforatum</i>	7	0
<i>H. x desetangsii</i>	10	4
<i>H. maculatum</i> subsp. <i>maculatum</i>	4	0
<i>H. maculatum</i> subsp. <i>obtusiusculum</i>	6	0
<i>H. terapterum</i>	4	0

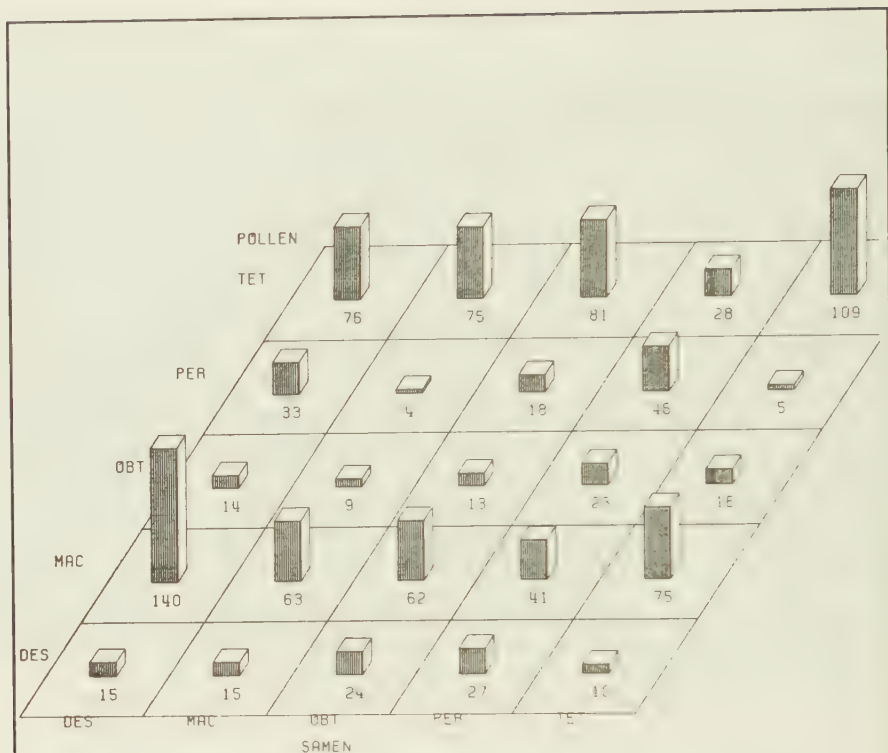


Abb. 4.5: Kreuzungen. Blockdiagramm der mittleren Samenansätze. Pollen=Pollenspenderpflanze, Samen=Samenpflanze. Des = *H. x desertansii*, Mac = *H. maculatum subsp. maculatum*, Obt = *H. maculatum subsp. obtusiusculum*, Per = *H. perforatum*, Tet = *H. tetrapterum*.

4.4 Keimung

4.4.1 Einleitung

Kinzel (1909, 1913) schloss aus seinen experimentellen Untersuchungen mit *H. perforatum*-Samen, dass Licht zur Keimung notwendig sei. Dagegen zeigte Gassner (1910), dass Keimung auch bei Dunkelheit möglich ist, allerdings mit geringerer Keimrate (31% gegenüber 88%, mit destilliertem Wasser). Zusätzlich konnte Gassner eine keimungsauslösende Wirkung von Stickstoffverbindungen (z.B. Salpetersäure oder KNO_3) nachweisen. Nach Niethammer (1928) brauchen *H. perforatum*-Samen eine längere Ruhezeit, können aber durch kontinuierliches Licht 'geweckt' werden (Lichtkeimer). Gensini (1966) kam zum Schluss, dass bei der Auslösung der Keimung das Phytochromsystem beteiligt sei, und dass Keimung nur nach erfolgter Belichtung mit weißem oder rotem Licht möglich sei. Borthwick (1936) stellte bei Keimungsversuchen mit *H. perforatum*-Samen fest, dass Leitungswasser die Keimung im Vergleich mit destilliertem

Wasser verzögert. Er konnte nachweisen, dass Calcium die Ursache für diese verzögerte Keimung ist. Mayer (1963) schreibt, dass *H. perforatum* in Böden, in welchen nur schon Spuren von Calcium vorhanden ist, nicht keimen können. In einer Arbeit über die Kultivierungstechnik von *H. perforatum* als Medizinalpflanze stellte Formanowiczowa (1972) starke Unterschiede in der Keimfähigkeit fest, je nachdem ob die Samen aus Jahren mit trockenen oder nassen Sommern stammen. Samen aus trockenen Sommern wiesen eine Keimrate von 70%-90% auf, solche aus nassen Sommern (mehr als 60 mm Niederschlag in Juli und August) waren weniger keimfähig (keine Angaben in Zahlen).

H. perforatum-Samen durchlaufen einen Nachreifungsprozess. Die Keimrate zeigt ein Maximum in den Wintermonaten nach der Ernte, sinkt im Verlauf des Sommers und steigt wieder in den Herbstmonaten. Während den ersten vier Jahren bleibt die Keimfähigkeit voll erhalten, danach nimmt sie kontinuierlich ab, und erlischt nach 8 Jahren (s. Formanowiczowa, 1972).

Die Keimungsversuche in der vorliegenden Arbeit hatten zwei Ziele: erstens sollten die aus den Kreuzungen erhaltenen Samen auf Keimfähigkeit geprüft werden, zweitens sollten die Keimlinge aufgezogen werden, um dann die Hybriden weiter untersuchen zu können.

4.4.2 Methode

Die Keimungsversuche wurden in Petri-Schalen, die mit Filterpapier ausgelegt waren, durchgeführt. Wenn nicht anders erwähnt, wurde mit destilliertem Wasser befeuchtet. Die Petri-Schalen wurden zugedeckt, mit Klebband verschlossen (Verdunstungsschutz) und im Labor (20°C, konstant, Tageslicht) aufgestellt. Bei Vorversuchen hat sich gezeigt, dass weder Temperaturschwankungen (im Tagesverlauf), noch Frost oder Stratifikation notwendige Voraussetzungen für die Keimung sind.

4.4.3 Allgemeine Keimungstests

Der Zweck der allgemeinen Keimungstests bestand darin, mehr über die Keimungsbedingungen zu erfahren, um auf möglichst einfache Weise die Keimungstests mit den aus den Kreuzungen erhaltenen Samen durchzuführen. Dass eine Ruhepause eine Voraussetzung zur Keimung sei (Niethammer, 1928), konnte nicht festgestellt werden. Keimtests unmittelbar nach der Samenernte wurden mehrfach durchgeführt und erbrachten immer gute Keimraten (70%-95%).

Eine grosse Rolle bei der Keimung spielt die Temperatur. Bei Laborbedingungen erfolgte die Keimung in 2 - 4 Wochen, beim Parallelversuch im Gewächshaus (Kalthaus, Temperatur im Tagesverlauf 2°C-12°C) keimten sie jedoch nicht oder viel langsamer (s. Abb. 4.5). Allerdings keimten auch bei Laborbedingungen meist einige Samen nicht, obwohl sie gut ausgebildet waren. In diesen Fällen kann eine Keimverzögerung vorliegen, die auch populationsbiologisch von Bedeutung sein könnte (s. Kinzel, 1913).

Um zu testen, ob Licht (Tageslicht) eine notwendige Bedingung für die Keimung ist, wurde mit den 4 Arten *H. perforatum*, *H. x desetangii*, *H. maculatum subsp. maculatum* und *H. tetrapterum* ein Parallelversuch durchgeführt. Die erste Serie wurde dem Tageslicht ausgesetzt, die zweite dunkel gehalten (in Alu-folie verpackt). Die übrigen Bedingungen blieben dieselben wie oben beschrieben. Pro Petri-Schale wurden 50 Samen ausgelegt. Die Resultate sind in Abb. 4.6 dargestellt. Bei *H. perforatum*, *H. x desetangii*, *H. maculatum subsp. maculatum* konnte kein signifikanter Unterschied in der Keimrate zwischen den beiden Verfahren festgestellt werden. Einzig *H. tetrapterum* kann als obligater Lichtkeimer betrachtet werden (Versuch zweimal durchgeführt). Auffallend ist, dass die Keimrate dieser Art bei der Kontrolle mit Licht relativ gering ist (28%). Dieses Resultat müsste noch an verschiedenen *H. tetrapterum*-Sippen geprüft werden. *H. perforatum* hingegen kann man aufgrund dieser Resultate nicht als obligaten Lichtkeimer betrachten. Es stellt sich die Frage, ob die Samen im Zeitraum zwischen Ernte (Okt. 1984) und Aussaat (Nov. 1984) schon genügend Licht erhalten hatten (Samen in Papiertüten aufbewahrt),

sodass nicht von einer echten Dunkelkeimung gesprochen werden kann. Unter natürlichen Bedingungen am Standort muss jedenfalls damit gerechnet werden, dass die Samen während einer gewissen Zeit dem Licht ausgesetzt sind. Unter diesem Aspekt wäre ein Test mit Samen, die überhaupt nie 'belichtet' wurden, auch oekologisch nicht relevant.

In einem weiteren Versuch wurde getestet, ob unterschiedliches Keimungsverhalten bei Verwendung von normalem Leitungswasser bzw. destilliertem Wasser vorliegt. Meist wurde eine etwas höhere Keimrate mit destilliertem Wasser erreicht. Eine Ausnahme ist wiederum *H. tetrapterum*, das in Leitungswasser besser keimte (Abb. 4.6). Zum Schluss kann folgendes festgehalten werden:

- *H. perforatum* ist nach der Samenernte sofort keimfähig.
- Frost, Stratifikation, Temperaturschwankungen im Tagesverlauf sind keine notwendigen Keimbedingungen.
- Licht ist keine notwendige Keimbedingung (Ausnahme: *H. tetrapterum*).
- Mit destilliertem Wasser wird im allgemeinen eine etwas höhere Keimrate erreicht (Ausnahme: *H. tetrapterum*).

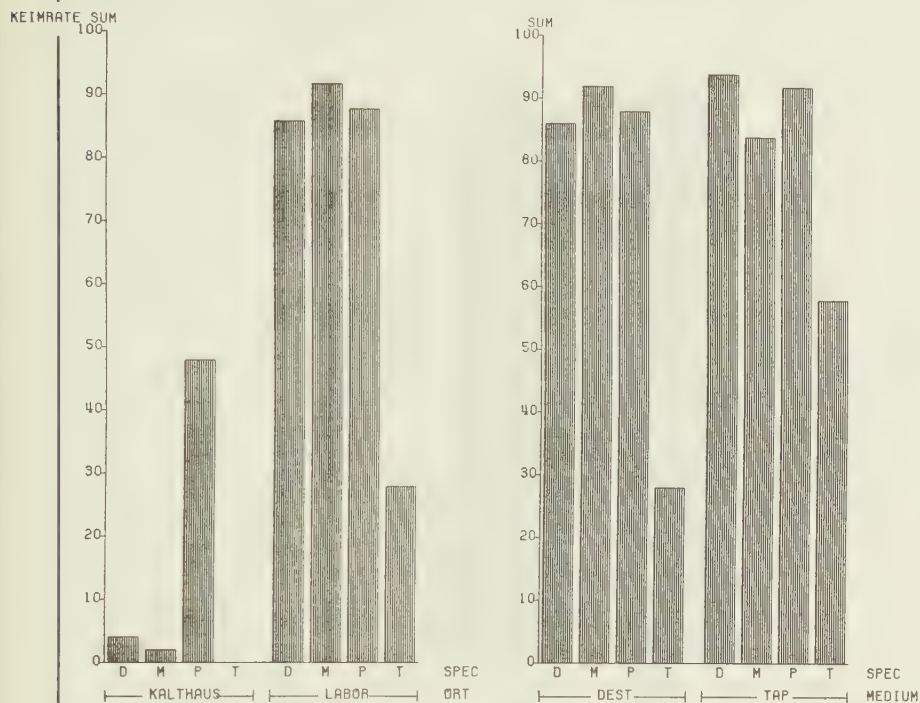


Abb. 4.6: Keimungstests. Links: Vergleich der Keimraten (%) bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen (Kalthaus/Labor). Rechts: Vergleich der Keimraten zwischen destilliertem Wasser und Leitungswasser (TAP). D = *H. x desetangsii*, M = *H. maculatum*, P = *H. perforatum*, T = *H. tetrapterum*.

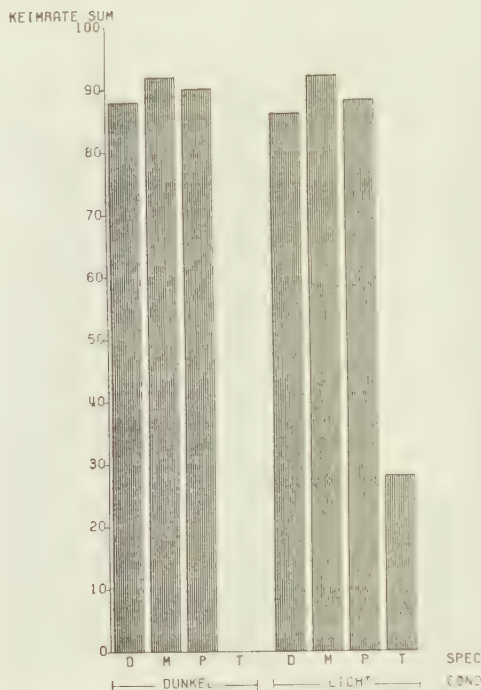


Abb. 4.7: Keimungstests. Vergleich der Keimraten bei Licht- bzw. Dunkelkeimung. *H. tetrapterum* ist obligater Lichtkeimer. D = *H. x desetangsii*, M = *H. maculatum*, P = *H. perforatum*, T = *H. tetrapterum*.

4.4.4 Keimungstest der Samen aus den Kreuzungen

Bei diesem Versuch wurden alle Petri-Schalen einheitlich mit destilliertem Wasser befeuchtet. Alle Testschalen, mit Ausnahme derjenigen der Kreuzungen (T)x(P) (Keimrate 6%) und (P)x(T) (Keimrate 16%), ergaben mittlere bis gut Keimraten (30%-90%), s. Abb. 4.7). Aus den Angaben von Herbst (1935) ist zu entnehmen, dass er bei der Kreuzung (T)x(P) nebst geringem Samenansatz auch eine niedrige Keimrate erhielt (keine Angaben in Zahlen). Dies stimmt mit den hier vorliegenden Resultaten überein. Die reziproke Kreuzung (P)x(T) weist ebenfalls eine niedrige Keimrate auf (16%), die niedrigste aller *H. perforatum*-Kreuzungen. Auch der mittlere Samenansatz war bei dieser Kreuzung relativ klein (28%).

Wenn man davon ausgeht, dass die Samen von *H. perforatum* grösstenteils apomiktisch sind, so ist es überraschend, dass nicht bei allen Kreuzungen mit *H. perforatum* als Mutterpflanze ungefähr dieselben Keimraten resultierten. Erst wenn die genauen cytologischen Verhältnisse bekannt sind, könnte für dieses Verhalten eine Erklärung gefunden werden.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die Samen aller aus den Kreuzungsversuchen erhaltenen Hybridkombinationen keimfähig sind. Hybridisierung ist aufgrund dieser Resultate auch unter natürlichen Bedingungen denkbar und zu erwarten (s. Kap. 3). Weitere Versuche müssen zeigen, welcher Anteil der Hybridkeimlinge das Blühalter erreichen wird, welcher Ploidiegrad vorliegt und wie gross gegebenenfalls die Fertilität ist.

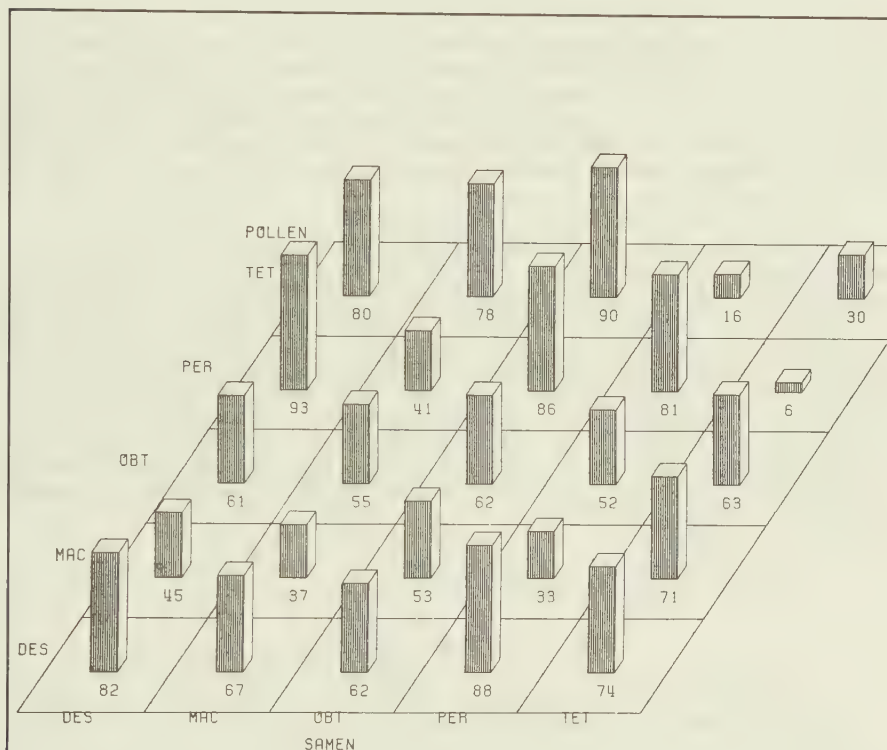


Abb. 4.8: Keimungstest der Samen aus den Kreuzungen. Blockdiagramm der mittleren Keimraten (%). Des = *H. x desetangii*, Mac = *H. maculatum* subsp. *maculatum*, Obt = *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum*, Per = *H. perforatum*, Tet = *H. tetrapterum*.

4.5 Blütenoekologie

4.5.1 Verlauf der Anthese bei *Hypericum perforatum*

Während der Morgendämmerung beginnen die Knospen sich zu öffnen, nach etwa einer halben Stunde sind die Petalen voll ausgebreitet. Die drei Staubblattbündel liegen vorerst dicht an den Petalen, im Verlauf des Tages richten sich dann die Staubblätter auf, die innersten zuerst, und

bewegen sich gegen den Fruchtknoten im Zentrum, sodass am Ende der Anthese (abends) alle Staubblätter senkrecht um den Fruchtknoten stehen. Im Verlauf dieser Bewegung öffnen sich die Antheren. Die Blüten sind nur während eines Tages funktionstüchtig, am Abend sind die Pollensäcke leer, die Narben bestäubt, am folgenden Tag ist die Blüte welk (s. auch Stäger, 1946).

4.5.2 Selbstbestäubung / Selbstbefruchtung

Klein (1924) schreibt in einer kleinen Wiesenflora, dass bei *H. perforatum* am Ende der Anthese durch das Zusammenziehen der Staubblätter spontane Selbstbestäubung erfolge, falls zuvor durch Ausbleiben von Blütenbesuchern keine Bestäubung stattgefunden hat. Die äusseren, etwas längeren Stamina können, wenn sie sich zum Zentrum hin bewegen, mit den Narben in Berührung kommen und (nach Robson, 1981) Selbstbestäubung bewirken. Für den Fall, dass Bestäubung durch Blütenbesucher ausbliebe, hätte diese Form der Selbstbestäubung, wegen des pseudogamen Verhaltens dieser Art, eine gewisse Bedeutung.

Um diese Behauptung zu prüfen, wurde im Sommer 1985 der folgende Versuch durchgeführt. Drei gut entwickelte *H. perforatum* Stöcke (2 im Gewächshaus, 1 im Freiland) wurden je mit einem mit Gaze bespannten Zylinder aus Drahtgeflecht abgedeckt, sodass Bestäubung durch Blütenbesucher nicht möglich war. Im übrigen wurden sie unbehandelt belassen. Bei allen drei Versuchspflanzen wurden nur vereinzelt Samen gebildet (Tab. 4.2, Abb. 4.10). Von spontaner Selbstbestäubung als effizientem Mechanismus zur Samenbildung kann nicht gesprochen werden. Selbstbestäubung ohne äussere Einflüsse, nur aufgrund der räumlichen Anordnung von Antheren und Narben ist zwar möglich, aber die Ausnahme. Ein Grund für die geringe Pollenübertragung auf die Narben besteht darin, dass die Narbenäste gegenüber den Staubblattbündeln versetzt sind. Weiter ist auch nicht bekannt, zu welchem Zeitpunkt und über welche Zeitspanne die Narben rezeptiv sind. Möglicherweise sind die Narben zum Zeitpunkt der Selbstbestäubung, gegen Ende der Anthese, nicht mehr rezeptiv.

Tab. 4.2: Selbstbestäubungs-Test

Selbstbestäubung aufgrund der räumlichen Anordnung von Antheren und Narben ohne äussere Einflüsse ist möglich, aber erfolgt sehr selten.

Stock Nr.	Total Fruchtknoten	Fruchtknoten mit Samen	Total Samen
1	12	2	10 (Freiland)
2	25	0	0
3	44	3	23

4.5.3 Oeffnung der Antheren

Bei der Durchführung der Kreuzungsversuche, im besonderen bei der Präparation der Blüten (Entfernung der Staubblätter vor der Oeffnung der Antheren), wurde festgestellt, dass die Oeffnung der Antheren zu unterschiedlichen Zeiten erfolgte. Je nach Wetter öffneten sich die ersten Pollensäcke entweder fast gleichzeitig mit den Knospen (bei schönem Wetter, Juli ca. 05.30 Uhr, Sommerzeit) oder bei kühlem, feuchtem Wetter erst viel später (zwischen 08.00 und 09.00 Uhr). Die nächstliegende Vermutung ist die, dass Luftfeuchtigkeit, Temperatur und möglicherweise die Zeitspanne (zwischen Blüten- und Antherenöffnung) einen Einfluss auf den Oeffnungszeitpunkt haben. Um diese Hypothese zu prüfen, und, falls sie zutreffen sollte, den Anteil, den die erwähn-

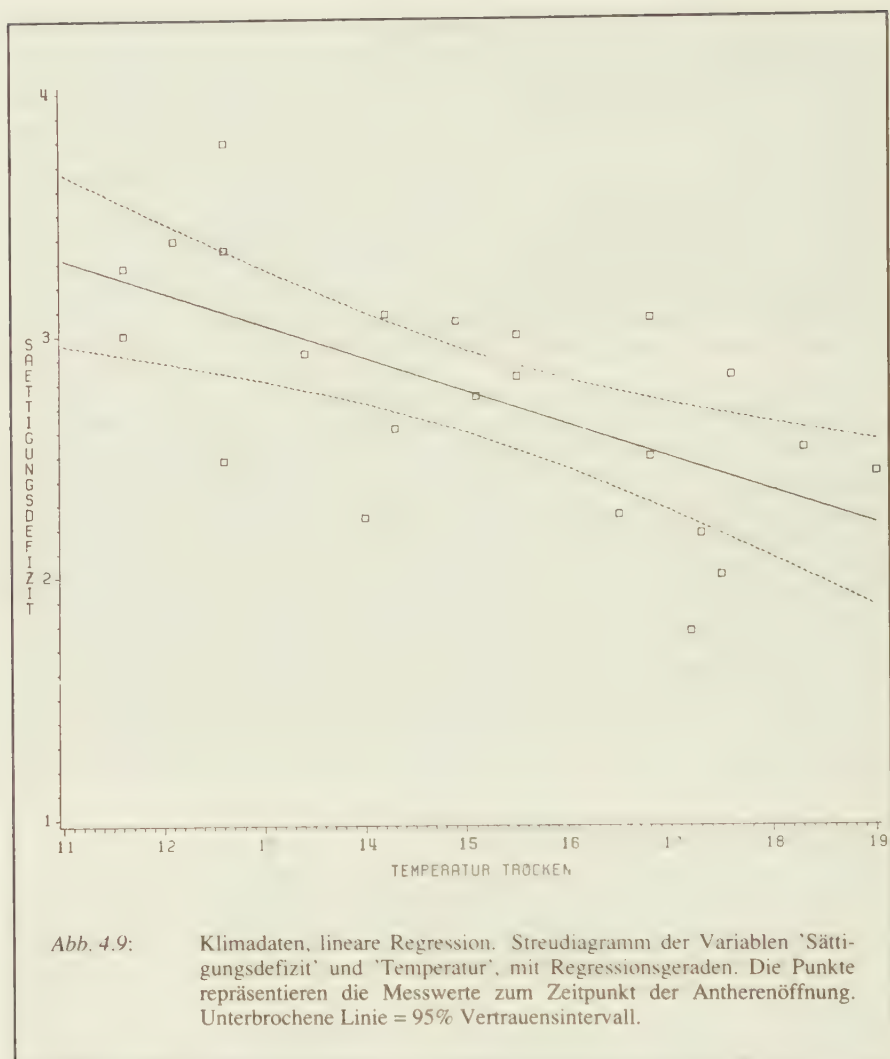
ten Grössen an diesem Prozess haben, zu berechnen, wurden im Sommer 1985 von Mitte Juni bis Ende August Temperatur- und Feuchtemessungen durchgeführt. Zur Messung der relativen Luftfeuchtigkeit wurde ein Aspirationspsychrometer (Assmann-Typ) verwendet. Gemessen wurde im Blütenstandsbereich von *H. perforatum*-Pflanzen (80 cm über Boden, Messpunkt fixiert) im Versuchsgarten des Botanischen Gartens Zürich. An 35 Messtagen wurden entsprechende Messungen in Intervallen von 15 - 30 Minuten ab dem Zeitpunkt der Blütenöffnung bis zur Oeffnung der Antheren durchgeführt (Regentage ausgeschlossen). Folgende Grössen wurden gemessen: Relative Luftfeuchtigkeit (rF,%), Temperatur (C), Oeffnungszustand der Antheren (0=zu, 1=Beginn der Oeffnung, 2=voll offen), Zeitdifferenz zwischen Oeffnung der Blüten und Oeffnung der Antheren. Zusätzlich wurde die Grösse 'Sättigungsdefizit' (Sd) aufgenommen, die sich aus der relativen Luftfeuchtigkeit und dem Sättigungsdampfdruck (E) bei der entsprechenden Temperatur berechnen lässt: $Sd = E(1-rF/100)$. Das Sättigungsdefizit ist in diesem Zusammenhang die physiologisch wichtigere Grösse als die relative Feuchtigkeit (bei gleicher relativer Feuchtigkeit aber verschiedenen Temperaturen resultieren unterschiedliche Werte für das Sättigungsdefizit).

Eine Regressionsanalyse zeigt, dass das Sättigungsdefizit den wichtigsten Faktor in diesem 4-Variablen-Modell darstellt (höchster F-Wert) (Abb. 4.8). Der zweitwichtigste Faktor ist die Temperatur. Der Beitrag des Merkmals 'Zeitdifferenz' ist gering und zudem statistisch nicht gesichert. Die 'relative Feuchte' wird, wegen hoher Korrelation mit 'Sättigungsdefizit' nicht ins Modell aufgenommen. Die beiden Grössen 'Sättigungsdefizit' und 'Temperatur' bestimmen also zum grössten Teil den Zeitpunkt der Antherenöffnung. Ein hohes Sättigungsdefizit (trockene Luft) bewirkt, dass sich die Antheren frühzeitig öffnen (im Extremfall gleichzeitig mit der Knospenöffnung), feuchte Luft bewirkt verzögertes Öffnen. Allerdings öffnen sich die Pollensäcke bei sehr feuchter Luft dennoch, (etwa vier Stunden oder mehr nach der Knospenöffnung), obwohl das Sättigungsdefizit unter dem vom Modell erwarteten 'Schwellenwert' liegt. Der Einfluss der Temperatur besteht darin, dass der 'Schwellenwert' des Sättigungsdefizits, bei dem sich die Antheren öffnen, bei tiefer Temperatur nach oben, bei höherer Temperatur nach unten verschoben wird. Bei Schönwetter oder bei bedecktem Himmel, aber stabiler Wetterlage ohne Niederschläge, erklärt das 2-Variablen-Modell das Oeffnungsverhalten gut. Bei Niederschlag sind die Bedingungen zu komplex und kleinräumig sehr unterschiedlich, sodass Messungen nach dieser Methode unbrauchbar sind.

4.5.3.1 Parallelversuche Klimakammer

Unter verschiedenen vorgegebenen Temperatur- und Luftfeuchtebedingungen wurde versucht, für *H. perforatum* einen minimalen Wert für das Sättigungsdefizit zu finden, unterhalb dem sich die Antheren nicht mehr öffnen. Es gelang nicht, einen solchen Wert zu bestimmen. Auch bei hoher Luftfeuchte (rF=94%) öffneten sich die Antheren noch, höhere rF-Werte konnten aus technischen Gründen nicht erreicht werden.

Weiter wurde geprüft, ob das Öffnen der Blüten bei Tagesbeginn durch Licht induziert wird. Zu diesem Zweck wurden mehrere Stöcke von *H. perforatum* in die völlig abgedunkelte Klimakammer gebracht (Temperatur im Tagesverlauf zwischen 15°C und 25°C, relative Feuchte 80%, kein Licht). Während sieben darauffolgenden Tagen öffneten sich zwischen 7 und 8 Uhr jeweils pro Stock 1 bis 3 Blüten, danach öffneten sich keine Knospen mehr. Der Zeitpunkt der Knospenöffnung in der Klimakammer war nicht mit jenem im Freiland synchron, aber dennoch konnte ein Tagesrhythmus festgestellt werden. Demzufolge kann man annehmen, dass der Aufblühhrythmus in der Knospe schon einige Zeit vor der Anthese festgelegt wurde.



4.5.4 Bestäubung, Blütenmuster

H. perforatum ist eine typische 'Pollenblume' mit vielen Staubblättern. Die Blüten produzieren keinen Nektar und sind bezüglich der Besucher unspezialisiert. Die Blüten zeigen ursprüngliche Merkmale wie Selbstkompatibilität und Homogamie. Derartige Blüten werden typischerweise von wenigsspezialisierten Insekten wie den Syrphiden besucht, aber ebenso von Bombyliden und Apiden, die auch Pollen sammeln.

Da die Blüten nicht duften, ist anzunehmen, dass die Attraktion der Blütenbesucher nur auf visuellen Effekten beruht. Betrachtet man die Blüte im UV-Licht, so stellt man fest, dass die Petalenbasis, die Antheren, und etwas weniger die Filamente UV-Licht absorbieren (Abb. 4.10). Es existieren also Pollenmale (die Male der Petalenbasis werden, da es sich um eine Pollenblume

handelt, als Pollenmale bezeichnet), die für das menschliche Auge nicht sichtbar sind. Diese Pollenmale zeigen im Verlauf der Anthese ein variables Muster und können auf diese Weise dem Besucher schon auf Distanz Information darüber liefern, ob noch Pollen vorhanden ist oder nicht. Ist die Blüte frisch und hält sie viel Pollen bereit, so liegt um das dunklere, im Vergleich mit den Petalenflächen qualitativ andersfarbige Blütenzentrum ein durch die Antheren gebildeter, ebenfalls gleichfarbig dunkler, konzentrischer Ring. Gegen Ende der Anthese stehen die leeren Staubblätter zusammen im Zentrum, die ringförmige Anordnung der Antheren ist verschwunden. Die UV-Absorption der leeren Pollensäcke ist gering, übrig bleibt das Pollenmal im Zentrum der Blüte (s. Abb. 4.10). Die Bewegungen der Stamina im Verlauf der Anthese erfüllen zwei Funktionen: der Pollen wird in eine für den Blütenbesucher günstige Position gebracht, gleichzeitig wird durch die UV-Absorption der pollenhaltigen Antheren ein gegenüber den Petalen kontrastierendes Muster gebildet, (dieser konzentrische Ring vergrössert optisch das kreisförmige Pollenmal des Blütenzentrums) welches den Blütenbesuchern schon auf Distanz erlaubt, pollenhaltige von leeren Blüten zu unterscheiden.

Im Gegensatz zu den geöffneten Blüten weisen die Knospen keine UV-Absorption und damit keine Musterung auf. Nach Robson (1981) ermöglicht es dieser Unterschied den Blütenbesuchern die Blüten von den Knospen schon auf schon auf Distanz zu unterscheiden. Da sich aber geöffnete Blüten gegenüber den Knospen schon in Form und Grösse stark unterscheiden, dürfte dieser Unterschied in der UV-Absorption bei *H. perforatum* in diesem Zusammenhang für Blütenbesucher von geringer Bedeutung sein.



Abb. 4.10:

Blütenmuster, Pollenmale bei *H. perforatum*. Oben: normale Aufnahme im Bereich des sichtbaren Lichts, unten: UV-Aufnahme (320-395 nm). Links (oben und unten): frische, pollenhaltige Blüte; rechts: Blüte nach Anthese (1 Tag alt), Antheren leer.

Kapitel V

SCHLUSSDISKUSSION

Anhand von Material von Standorten in der Schweiz wurden die oekologische und morphologische Variabilität, aber auch die Fortpflanzungsverhältnisse der *H. perforatum*-Gruppe beschrieben. Die beiden diploiden Arten ($2n=16$) *H. maculatum* subsp. *maculatum* und *H. tetrapterum* sind morphologisch und oekologisch gut getrennt, die tetraploiden Sippen ($2n=32$) *H. perforatum*, *H. x desetangii* und *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* sind sich morphologisch, aber auch bezüglich der oekologischen Ansprüche ähnlich.

Durch das Erfassen und Beschreiben der morphologischen Variabilität konnte jedoch gezeigt werden, dass die drei tetraploiden Sippen multivariat gut getrennt sind. Dies bedeutet aber nicht, dass sie leicht auseinanderzuhalten wären, da viele Merkmale, alleine betrachtet, die Sippen schlecht oder gar nicht trennen. Dennoch ist die Aufteilung der *H. perforatum*-Gruppe in diese fünf Sippen auch vom statistischen Standpunkt aus gerechtfertigt.

H. perforatum kann mittels Clusterprozeduren in drei Gruppen aufgeteilt werden, die ungefähr mit den Unterarten *Hypericum perforatum* subsp. *perforatum* L., *Hypericum perforatum* subsp. *angustifolium* (DC.) Gaud. und *Hypericum perforatum* subsp. *latifolium* (Koch) A. Fröhl. übereinstimmen. Diese 'Gruppen' sind aber nicht scharf begrenzt, sondern durch Uebergänge ('Zwischenformen') verbunden, sodass man besser vom Begriff 'Gruppe' absieht. *H. perforatum* kann aufgrund der vorliegenden Resultate nicht in weitere, genügend genau begrenzte Gruppen aufgeteilt werden. Obwohl *H. perforatum* die grösste Variabilität aller hier untersuchten Taxa aufweist, ist diese Sippe zuwenig strukturiert, als dass eine Unterteilung gerechtfertigt wäre.

Bezüglich der oekologischen Faktoren ist die Unterscheidung zwischen den Sippen viel geringer. Einzig *H. maculatum* ist oekologisch gut von den übrigen Sippen getrennt (s. Abb. 3.11). Der wichtigste Grund dafür ist die Hauptverbreitung dieser Art in der hochmontanen und subalpinen Stufe (gilt nur in der Schweiz). Die Sippen der kollinen und montanen Stufen, *H. perforatum*, *H. x desetangii*, *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* und *H. tetrapterum* können oekologisch kaum getrennt werden, da sie breite, sich gegenseitig stark überlappende oekologische Spektren besiedeln können.

Dass Beziehungen zwischen bestimmten oekologischen und morphologischen Merkmalen bestehen, konnte durch Berechnung der kanonischen Korrelation gezeigt werden. Das Standortmerkmal 'pH' ist gut korreliert mit den morphologischen Merkmalen 'helle Drüsen' (N18) und 'Blattbreite' (M11). Die Tieflandsippen besiedeln demzufolge tendenziell Standorte entlang eines Säuregradienten: Arten, deren Blätter viele helle Drüsen aufweisen (*H. x desetangii*), und solche mit breiten Blättern (*H. tetrapterum*) besiedeln eher neutrale Böden, *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* mit wenigen hellen Blattdrüsen erscheint auch auf sauren Böden.

Die aus der Vegetationstabelle errechneten ersten beiden Faktoren der Korrespondenzanalyse lassen sich als 'Höhenvariable' (1. Faktor) und als 'Feuchtevariable' (2. Faktor) interpretieren. Dies resultiert sowohl aus dem Vergleich mit den Zeigermittelwerten (Temperaturzahl entspricht ungefähr der Höhe), als auch aus dem Vergleich mit den abiotischen Standortsfaktoren. Die Auswertung der oekologischen Daten führte zu den folgenden Schlüssen:

- Die Sippen *H. perforatum*, *H. x desetangii*, *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum* und *H. tetrapterum* besiedeln breite, sich überlappende, oekologische Spektren. *H. maculatum* subsp. *maculatum* ist oekologisch gut von diesen Sippen getrennt.

- Die oekologischen Daten liefern keine 'guten' Kriterien zur Unterscheidung der 'schwierigen' Sippen *H. x desetangii* und *H. maculatum subsp. obtusiusculum*.

Um das Fortpflanzungsverhalten dieser Sippen zu untersuchen, wurden unterschiedliche Versuche durchgeführt. Aus den Kreuzungsversuchen geht hervor, dass alle fünf einbezogenen Taxa untereinander kreuzbar sind. Die Unterschiede der mittleren Samenansätze sind aber beträchtlich. Vor allem fällt auf, dass die mittleren Samenansätze von Pflanzen, die mit Pollen von *H. maculatum subsp. maculatum* und *H. tetrapterum* bestäubt worden waren, wesentlich höher waren, als diejenigen, die mit Pollen der übrigen Arten bestäubt wurden. Allgemein kann festgehalten werden, dass Kreuzungen mit Pollen von diploiden Sippen einen höheren mittleren Samenansatz ergaben, als solche mit Pollen von tetraploiden Sippen.

Alle untersuchten Sippen sind selbstkompatibel und zeigen normale sexuelle Fortpflanzung mit Ausnahme des pseudogamen Apomikten *H. perforatum*. Aus den Keimungstests folgt, dass *H. perforatum*-Samen unmittelbar nach der Ernte keimfähig sind. Frost, Stratifikation und Temperaturschwankungen im Tagesverlauf sind keine notwendigen Keimungsbedingungen. Mit Ausnahme von *H. tetrapterum* keimen die Samen aller Sippen auch im dunkeln. Alle aus den Kreuzungsversuchen erhaltenen Samen (experimentelle Hybriden) sind keimfähig. Hybridisierung unter natürlichen Bedingungen ist demzufolge zu erwarten und konnte auch festgestellt werden (s. Kap. 3).

Das apomiktische Verhalten von *H. perforatum* (Noack, 1939) konnte wegen technischer Probleme (s. Kap. 4.2) nicht weiter untersucht werden. Somit konnte auch die Hypothese nicht geprüft werden, nach welcher der Grad der Apomixis in Abhängigkeit der Standortbedingungen variabel ist, und Rassen mit unterschiedlichem, aber konstantem (genetisch fixiertem) Apomixisgrad existieren.

Die Hypothese, wonach bei *H. perforatum* am Ende der Anthese (beim Ausbleiben von Bestäubern) durch das Zusammenziehen der Staubblätter spontane Selbstbestäubung erfolge (als alternative zur Fremdbestäubung, s. Klein, 1924; Robson, 1981), konnte widerlegt werden. Selbstbestäubung ohne äussere Einflüsse, nur aufgrund der räumlichen Anordnung von Antheren und Narben, ist zwar möglich, aber sehr selten (s. Kap. 4.4.2).

Ein oekophysiologisches Experiment zeigte, dass der Zeitpunkt der Antherenöffnung hauptsächlich von der Grösse 'Sättigungsdefizit' (s. Kap. 4.4.4) und in geringerem Mass auch von der Lufttemperatur abhängig ist.

Durch photographische Aufnahmen im UV-Bereich (320-390 nm) konnten bei *H. perforatum* Pollenmale (Antheren und Blütenzentrum) festgestellt werden (s. Abb. 4.9). Interessanterweise verändert sich das Muster der Pollenmale im Verlauf der Anthese in der Weise, dass die Blütenbesucher schon auf Distanz erkennen können, ob auf einer Blüte Pollen vorhanden ist, oder nicht.

Kapitel VI

ZUSAMMENFASSUNG

Fünf Taxa der Gattung *Hypericum* (Guttiferae), *H. perforatum*, *H. x desetangsii*, *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum*, *H. maculatum* subsp. *maculatum* und *H. tetrapterum* (*H. perforatum*-Gruppe) wurden, anhand von Material von Standorten in der Schweiz, bezüglich ihrer oekologischen und morphologischen Variabilität, aber auch auf ihr Fortpflanzungsverhalten hin, untersucht. Aufgrund der morphologischen Variabilität der einzelnen Taxa konnte gezeigt werden, dass die Gliederung der *H. perforatum*-Gruppe in diese fünf Sippen auch vom statistischen Standpunkt aus gerechtfertigt ist. Obwohl *H. perforatum* die grösste Variabilität aller hier untersuchten Sippen aufweist, ist diese Art aufgrund der vorliegenden Resultate zuwenig strukturiert, als dass eine weitere Unterteilung gerechtfertigt wäre.

Im Gegensatz zu den morphologischen Faktoren unterscheiden sich die Sippen bezüglich der oekologischen Faktoren viel weniger. Einzig *H. maculatum* ist oekologisch von den übrigen Sippen gut getrennt (Hauptverbreitung in der Gebirgsstufe, im Gegensatz zu den übrigen Arten). Die oekologischen Daten ergeben keine zusätzlichen, 'guten' Kriterien zur Unterscheidung der 'schwierigen' Sippen *H. x desetangsii* und *H. maculatum* subsp. *obtusiusculum*.

Aus den Kreuzungsversuchen geht hervor, dass alle fünf Sippen untereinander kreuzbar, und die daraus erhaltenen Samen keimfähig sind.

Alle untersuchten Sippen sind selbstkompatibel und, mit Ausnahme des pseudogamen Apomikten *H. perforatum*, sexuell.

Durch Auswertung der Klimadaten konnte gezeigt werden, dass der Zeitpunkt der Antherenöffnung hauptsächlich vom Sättigungsdefizit der Luft (s. Kap. 4.4.4) abhängig ist.

Bei *H. perforatum* konnten Pollenmale (Antheren und Blütenzentrum) festgestellt werden. Da sich das Muster der Pollenmale im Verlauf der Anthese verändert, kann die Hypothese aufgestellt werden, dass die Blütenbesucher aufgrund des Blütenmusters schon auf Distanz erkennen können, ob Pollen auf der Blüte vorhanden ist oder nicht.

6.1 Dank

Danken für die Mithilfe bei dieser Arbeit möchte ich den folgenden Personen:

- Prof. Dr. C.D.K. Cook, wissenschaftliche Leitung dieser Arbeit
- Dipl. Bot. R. Baumberger, UV-Aufnahmen, Blütenbiologie
- H. & J. Bucher - Bösch, Ausmessen der morphologischen Merkmale
- L. Bucher - Ulmer, Korrektur des Manuskripts
- PD Dr. B. Eller, Klimakammer
- Dipl. Bot. L. Förderer, Ueberlassen eines Statistikprogramms
- Dipl. Nat. U. Jauch, REM - Aufnahmen
- Dr. G. Nogler (ETH), Unterstützung in der Apomixisproblematik
- Dr. C. Steinemann (RZU), statistische Beratung
- Dr. E. Urmi, Mithilfe bei der Bestimmung der Blütenpflanzen

ANHANG A

Tab. 1: Liste der Standorte, sortiert nach Standortnummer

STNR = Standortnummer, KOORD1 / KOORD2 = Koordinaten der schweizerischen Landeskarte, VEG.TYP = Vegetationstyp.

STNR	DATUM	KOORD1	KOORD2	VEG.TYP
1.0	05JUL83	678.95	242.23	WALDRAND
2.0	10JUL83	687.04	229.79	STRASSENBOARD
3.1	12JUL83	681.07	238.71	HOCHSTAUDEN
3.2	18JUL84	681.07	238.71	HOCHSTAUDEN
4.0	16JUL83	674.03	234.01	KIESGRUBE
5.0	16JUL83	674.03	234.01	KIESGRUBE
6.0	16JUL83	674.19	233.75	KIESGRUBE
7.0	21JUL83	731.95	224.05	WEIDE
9.0	24JUL83	681.88	241.03	STRASSENBOARD
11.0	24JUL83	681.88	241.04	STRASSENBOARD
12.0	26JUL83	680.74	242.64	SCHLAGFLAECHE
13.0	26JUL83	680.68	242.69	LICHTUNG
14.0	28JUL83	682.14	236.17	WALDLICHTUNG
15.0	28JUL83	682.14	236.17	WALDLICHTUNG
16.0	28JUL83	682.2	236.18	WALDLICHTUNG
17.0	29JUL83	711.83	241.66	STRASSENBOARD
18.0	29JUL83	711.93	241.84	WASSERGR.BORD
19.0	29JUL83	711.99	241.93	RIEDWIESE
20.0	01AUG83	671.15	263.28	WEGRAND WALD
21.0	01AUG83	671.15	263.28	WEGRAND WALD
22.0	01AUG83	671.17	263.24	WEGRAND WALD
23.0	04AUG83	673.6	232.1	RIED WEGRAND
24.0	04AUG83	673.55	232.14	MOLINIETUM
25.0	09AUG83	675.75	232.49	HECKE FEUCHTGEB
26.0	09AUG83	675.58	232.72	WALDPFAD FEUCHT
27.0	11AUG83	676.6	195.25	WEIDE
28.0	11AUG83	666.53	195.02	WALDSTRASSE
29.0	11AUG83	663.93	197.77	PHRAGMITETUM
30.0	14AUG83	679.21	230.44	WALDRAND
31.0	14AUG83	678.19	231.2	STRASSENBOARD
32.0	16AUG83	681.07	231.33	RIED/WALDRAND
33.0	18AUG83	741.29	225.28	WEIDE
34.0	18AUG83	741.4	225.62	HOCHSTAUDEN
36.0	23AUG83	687.39	233.59	WEG/WALDRAND
37.0	25AUG83	702.63	191.33	FELSMAUER
38.0	25AUG83	704.12	192.1	STRASSENRAND
39.0	25AUG83	706.13	193.11	WEIDE
41.0	01SEP83	694.36	168.73	WEIDE
42.0	05SEP83	706.94	233.56	WALDSCHLAG
43.0	08SEP83	698.89	207.55	NASSE WEIDE
44.0	08SEP83	698.98	207.44	WEIDE
45.0	08SEP83	698.73	207.55	WEIDE/FELS
46.0	17SEP83	692.68	283.89	WALDSCHLAG
56.0	18JUL84	671.08	236.48	FELDWEG/HECKE
57.0	25JUL84	678.12	237.2	WIESE
60.0	23JUL84	672.85	231.77	UFERGEH./LUECKE
61.0	24JUL84	672.93	231.95	UFERGEH./LUECKE
62.1	24JUL84	673.07	232.08	UFERGEH./LUECKE
62.5	24JUL84	673.07	232.08	UFERGEH./LUECKE

STNR	DATUM	KOORD1	KOORD2	VEG.TYP
62.6	24JUL84	673.07	232.08	UFERGEH./LUECKE
63.0	24JUL84	673.42	233.28	UFERGEH./LUECKE
64.0	27JUL84	672.82	235.02	RUDERAL
65.0	27JUL84	672.85	235.1	WALDRAND/RIED
66.0	30JUL84	672.13	236.85	WEGRAND/WALD
67.0	05AUG84	687.02	284.5	RIED
68.0	05AUG84	687.84	284.42	LICHTG/WEGRAND
69.0	07AUG84	704.43	215.2	DAMMBORD
70.0	07AUG84	704.3	215.74	PHRAGMITETUM
71.0	07AUG84	704.36	215.86	KLEINSEGGENRIED
72.0	07AUG84	704.33	215.85	DAMMBORD
75.0	09AUG84	682.17	236.14	LICHTG/HOCHST
76.0	09AUG84	682.15	235.95	WALDSTR/RAND
77.0	09AUG84	682.16	235.95	WALDWEG/LICHTG
78.0	09AUG84	682.68	235.6	WALDWIESE
79.0	11AUG84	673.97	262.7	KREUZG WALDWEG
80.0	11AUG84	674.15	262.46	WALDLICHTG
81.0	13AUG84	690.24	227.96	KIESGRUBE
82.0	13AUG84	690.27	227.95	KIESGRUBE
83.0	13AUG84	690.28	227.97	KIESGRUBE
84.0	13AUG84	690.26	228.00	KIESGRUBE
85.0	15AUG84	689.87	229.53	RIED
86.0	15AUG84	689.94	229.59	RIED
87.0	15AUG84	689.94	229.59	RIED
88.0	15AUG84	693.49	226.25	WEGRAND/SCHILF
89.0	16AUG84	688.92	230.12	RIED
90.0	16AUG84	688.93	230.1	RIED
91.0	16AUG84	691.95	224.14	HOCHST/STR/WALD
91.2	16AUG84	692.01	224.11	HOCHST/STR/WALD
92.0	16AUG84	692.91	223.2	WALDWEGRAND
93.0	17AUG84	738.13	222.88	WEIDE
94.0	17AUG84	738.05	223.41	WEIDE
97.0	19AUG84	682.79	221.05	BORD WALDRAND
98.0	20AUG84	703.57	239.55	WIESE/RIED
99.0	21AUG84	703.55	239.57	WIESE/RIED
100.0	21AUG84	703.59	239.42	FETTW.HOCHST
101.0	21AUG84	703.62	239.41	FETTW.SCHILF
102.0	21AUG84	703.6	239.5	FETTW.HOCHST
103.0	21AUG84	703.9	238.92	BAHNDAMM
104.1	21AUG84	703.57	239.87	WIESE/SCHILF
105.0	23AUG84	673.87	257.78	GRABEN RIED
106.0	23AUG84	673.85	258.03	GRABEN WIESE
107.0	23AUG84	669.04	260.07	RUDERAL UFER
108.0	23AUG84	668.96	260.05	LICHTG RUDERAL
109.0	23AUG84	668.94	260.04	LICHTG RUDERAL
111.0	24AUG84	694.66	221.74	RIED RAND
112.0	24AUG84	695.2	221.68	HECKE/RIED
113.0	24AUG84	695.48	221.82	HOCHST.SAUM
116.0	28AUG84	714.51	209.1	FLUSSAU
117.0	28AUG84	713.25	210.08	WEIDE
118.0	28AUG84	713.21	209.84	WEIDE
119.0	30AUG84	712.02	242.3	GRABEN DRAINAGE
120.0	30AUG84	711.94	242.85	HOCHST
121.0	30AUG84	711.95	241.77	HOCHST.SAUM
122.0	30AUG84	715.15	243.04	LICHTUNG
123.0	30AUG84	715.38	242.65	LICHTUNG

STNR	DATUM	KOORD1	KOORD2	VEG.TYP
125.0	31AUG84	682.28	176.56	WEIDE
127.0	31AUG84	688.65	173.6	BAHNDAMM
129.0	04SEP84	743.72	233.1	WEIDE
130.0	04SEP84	744.86	233.96	WEIDE
131.0	04SEP84	744.7	233.5	WEIDE/HOCHST
132.0	04SEP84	720.76	235.75	RIED/HOCHST
133.0	09SEP84	682.26	235.98	LICHTG/WEGRAND
134.0	09SEP84	682.42	235.68	AUFFORSTUNG
135.0	11SEP84	670.45	155.33	WEIDE/FELS
136.0	12SEP84	645.05	135.8	LICHTUNG
137.0	12SEP84	644.98	135.37	LAWINENZUG
139.0	14SEP84	645.37	135.36	WEGRAND/WEIDE
140.0	14SEP84	645.25	135.17	LICHTUNG
141.0	14SEP84	645.2	134.39	WEIDE
142.0	20SEP84	671.7	238.08	STRRAND/HOCHST
143.0	20SEP84	670.26	239.42	FEUCHTW/SCHILF
144.0	20SEP84	670.65	240.42	AUF DAMM
152.0	11NOV84	672.26	262.78	LICHTUNG/RAND
153.0	25NOV84	683.62	239.53	WSCHLAG/WEGRAND
154.0	22JUN85	715.95	144.9	SAUMVEGETATION
156.0	04JUL85	672.44	231.25	FLUSSUFER
157.0	13JUL85	686.56	248.62	STRASSENBORD
158.0	16JUL85	705.95	254.54	RUDERAL
159.0	16JUL85	706.35	253.54	OB BACHBORD
160.0	16JUL85	707.34	251.12	WALDLICHTUNG
161.0	17JUL85	702.25	258.39	AUFFORST/LICHTG
163.0	20JUL85	692.95	287.61	
164.0	25JUL85	543.24	183.06	STRRAND/SCHILF
165.0	27JUL85	549.83	201.2	WEGRAND/LICHTG
166.0	27JUL85	548.26	200.41	WEGRAND/LICHTG
167.0	27JUL85	548.98	200.77	STRBORD/WALDR
168.0	30JUL85	580.74	162.08	BACHUFER
169.0	30JUL85	586.19	161.49	HOCHST.FLUR
170.0	30JUL85	576.81	162.91	FELSWAND
171.0	31JUL85	575.1	138.37	KUHWEIDE
172.0	01AUG85	558.16	137.1	SCHILFVEG
173.0	01AUG85	558.08	137.31	SCHILFVEG
174.0	02AUG85	553.1	115.01	WEIDE
175.0	02AUG85	552.9	115.00	ALPWEIDE
176.0	02AUG85	553.11	114.24	ALPWEIDE
177.0	03AUG85	582.62	132.64	WEIDE
178.0	03AUG85	582.53	132.95	WEIDE
180.0	09AUG85	714.15	230.85	MOLINIETUM
181.0	13AUG85	700.94	225.98	LICHTG/KESSEL
182.0	13AUG85	700.13	226.09	LICHTG/HOCHST
183.0	13AUG85	700.15	225.74	WEIDE/RAND
184.0	13AUG85	700.49	225.8	ERIKAHEIDE
185.0	13AUG85	700.6	223.72	RIED/STREUWIESE
186.0	15AUG85	681.09	238.42	LICHTG/HOCHST
187.0	15AUG85	681.09	238.42	WEG/BORD
188.0	15AUG85	681.09	238.42	UFER WEIHER
189.0	16AUG85	691.7	271.77	HOCHST
190.0	16AUG85	691.69	271.73	GR SCHLAGFL
191.0	18AUG85	682.31	241.03	UFERMAUERVERG

LITERATUR

- Barnett, V., 1981. Interpreting Multivariate Data. New York: John Wiley & Sons.
- BMDP Statistical Software, 1981. Los Angeles: University of California Press.
- Borthwick, G., 1936. Retarded Germination in the Seed of *Hypericum perforatum* caused by Calcium. Botan. Gaz. 98: 270-282.
- Braun-Blanquet, J., 1964. Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien: Springer.
- Bucher, T., 1982. Biosystematische Untersuchungen an *Gentiana lutea*, *G. purpurea* und deren Hybriden. Diplomarbeit. Universität Zürich, unveröffentlicht.
- Chatfield, C., Collins, A. J., 1983. Introduction to Multivariate Analysis. London: Chapman and Hall.
- Correns, C., 1931. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. VIII-XI. Sitzber. Pr. Akad. d. Wiss., Phys.-Math. Kl. 11, 1931.
- Dorigo, G., 1983. VCPlot-Programmpaket zur Erstellung thematischer Karten. Zürich: Geographisches Inst. d. Univ., Geoprocessing Reihe.
- Ellenberg, H., 1978. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 2. Aufl. Stuttgart: Ulmer.
- Ellenberg, H., 1979. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Göttingen. Scripta Geobotanica, Vol. 9.
- Everitt, B., 1978. Graphical Techniques for Multivariate Data. London: Heinemann.
- Everitt, B., 1980. Cluster Analysis. 2nd ed. London.
- Farenholtz, H. 1927. Ueber Rassen- und Artkreuzungen in der Gattung *Hypericum*. Schauinsland-Festschrift.
- Flury, B., Riedwyl, H., 1983. Angewandte multivariate Statistik: computergestützte Analyse mehrdimensionaler Daten. Stuttgart: Fischer.
- Formanowiczowa, H., 1972. Of *Hypericum perforatum*, the only cultivated Species of Guttiferae. Herba. Pol. 18 (2): 174-183.
- Fröhlich, A., 1911. Der Formenkreis der Arten *Hypericum perforatum*, *H. maculatum* Crantz, *H. acutum* Moench, nebst deren Zwischenformen. Sitzber. K. Akad. Wiss. Wien, Math.- nat. Kl., Abt. I, 120.
- Fröhlich, A., 1915. Ueber zwei der Steiermark eigentümliche Formen aus dem Verwandtschaftskreis des *Hypericum maculatum* Cr. Mitt. Nat. Ver. Steiermark. 51: 216-245.
- Fröhlich, A., 1960. Zwei *Hypericum*-Bastarde in der Tschechoslowakei. Preslia. 32: 97-99.

- Gassner, G., 1915. Einige neue Fälle von keimungsauslösender Wirkung der Stickstoffverbindungen auf lichtempfindliche Samen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Berlin. 33: 217-232.
- Gensini, F., 1967. Influenza della luce sulla germinazione di *Hypericum perforatum* L. G. bot. ital. 100: 299-300.
- Gibbs, R. D., 1974. Chemotaxonomy of Flowering Plants. Vol.3. London: McGill-Queen's University Press.
- Greenacre, M. J., 1984. Theory and Applications of Correspondence Analysis. London: Acad. Press.
- Hegi, G., 1908 ff. Flora von Mitteleuropa. München.
- Hegnauer, R., 1966. Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd. 4. Basel, Stuttgart: Birkhäuser.
- Herbst, W., 1935. Ueber Kreuzungen in der Gattung *Hypericum*, mit besonderer Berücksichtigung der Buntblättrigkeit. Flora, Jena. 129: 235-259.
- Hess, H. E., Landolt, E. & Hirzel, R., 1972. Flora der Schweiz. Bd. 2. Basel & Stuttgart: Birkhäuser.
- Hill, M. O., Stevens, P. A., 1981. The Density of viable Seed in Soils of forest Plantations in upland Britain. J. of Ecology. 69: 693-709.
- Huffaker, C. B., 1957. Fundamentals of biological control of weeds. Hilgardia. 27: 101-157.
- Huffaker, C. B., De Bach, P., Macphree, A. W. & Messenger, P. S., 1976. Evaluation of the Impact of natural Enemies: Theorie and Practice of Biological Control. Illus. Academic Press, New York.
- Kinzel, W., 1909. Lichtkeimung: Erläuterungen und Ergänzungen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Berlin. 27: 536-545.
- Kirchner, O., 1925. Ueber die sogenannten Pollenblumen und die Ausbeutestoffe der Blüten. Flora. 18/19: 312-365.
- Klein, L., 1924. Unsere Wiesenpflanzen. 3. Aufl. Heidelberg.
- Knox, R. B., Heslop-Harrison, J., 1963. Experimental Control of aposporous Apomixis in a Grass of the Andropogoneae. Botaniska Notiser. Vol 116, Fasc.1.
- Krebs, Ch. J., 1978. Ecology: The experimental Analysis of Distribution and Abundance. 2nd ed. New York: Harper & Row.
- List, R. J., 1971. Smithsonian meteorological Tables. 6. rev. ed. Washington : Smithsonian Institution Press.
- Mayer, A. M., Polyakoff-Mayber, A., 1963. The Germination of Seeds. Oxford: Pergamon Press.
- McWilliam, J. R., Shanter, K., Knox, R. B., 1970. Effects of Temperatur and Photoperiod on Growth and reproductive Developpment on *Hyparrhenia hirta*. Aust. J. agric. Res. 21: 557-569.
- Niethammer, A., 1928. Stimulationsprobleme im Zusammenhang mit den inneren Faktoren, die die Keimung bedingen. Beitr. zur Biol. d. Pflanze, 16 (2).

Curriculum vitae

von Tobias Bucher, geboren am 5. 1. 1952 in Zürich, Bürger von Niederweningen ZH.

- 1959 - 1968** Primar - und Sekundarschule in Niederweningen
- 1968 - 1972** Lehre als Reproduktionsphotograph, Lehrabschluss
- 1972 - 1973** Auslandsaufenthalt in Frankreich
- 1973 - 1976** Kantonale Maturitätsschule für Erwachsene (KME), Matura C
- 1977 - 1982** Biologiestudium an der Universität Zürich, Hauptfach Systematische Botanik.
Diplom 1982
- 1982 - 1986** Dissertation unter der Leitung von Prof. Dr. C.D.K. Cook, während dieser Zeit
Assistent am Institut für Systematische Botanik der Universität Zürich

Verzeichnis der Dozenten:

R. Bachofen, E. Batschelet, K. Bauknecht, W. Berchtold, J. Biegert, M. Billeter, M. Birnstiel, E. Brun, H. Burla, P. Chen, P. Christen, C.D.K. Cook, A. Dübendorfer, P. Dubler, B. Eller, P. Endress, C. Eugster, H.R. Hohl, R. Honegger, R. Humbel, J. Kägi, F. Klötzli, C.U. Kramer, H. Kummer, W. Kündig, E. Landolt, R. Marty, I. Mendoza-Heuer, G. Nogler, H. Oswald, D. Rast, F. Richard, H. Rieber, O. Rohweder, R. Rössel, P. Rüedi, F. Schanz, K. Schneider, J. Schneller, H.R. Schwarz, C. Steinemann, A. Steiner, E. Thomas, E. Urmi, H. Wanner, R. Wehner, C. Weissmann, V. Ziswiler.

